

## 星星草营养器官适应盐胁迫的结构特征

韦存虚, 张 军, 王建军, 孙国荣<sup>①</sup>

(扬州大学生物科学与技术学院, 江苏 扬州 225009)

**摘要:** 采用 0.6% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫处理星星草 [*Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr.] 幼苗, 光镜和电镜观察其根和叶的显微和超微结构。结果表明, 星星草根的表皮向外突出形成密集根毛; 外皮层由 1~2 层细胞组成, 排列较紧密; 中皮层薄壁细胞排列疏松, 形成发达的通气组织; 内皮层呈典型的五面加厚; 中柱鞘排列紧密, 其壁加厚; 初生木质部与初生韧皮部相间排列, 初生木质部为 5~7 原型, 中央为后生木质部导管, 无髓存在。叶的表皮有表皮毛和丰富的蜡质层; 叶上表皮泡状细胞数目较少, 且深陷; 气孔下陷, 其下有较大的气室; 叶脉有大、中、小 3 种维管束, 大、中型维管束为 C<sub>3</sub> 型, 小型维管束为 C<sub>4</sub> 型。星星草可能是介于 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物之间的类型, 具有耐盐碱及耐干旱特征。

**关键词:** 星星草; 根; 叶; 结构; 盐胁迫

**中图分类号:** Q944.53; Q945.78    **文献标识码:** A    **文章编号:** 1004-0978(2006)01-0051-06

### Observation on structural characters of vegetative organs of *Puccinellia tenuiflora* under salt stress

WEI Cun-xu, ZHANG Jun, WANG Jian-jun, SUN Guo-rong<sup>①</sup> (College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2006, 15(1): 51-56

**Abstract:** The microstructure and ultrastructure of root and leaf of *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr. seedlings treated with 0.6% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> were observed by light microscope, scanning electron microscopy and transmission electron microscope. The characters of anatomy structures of *P. tenuiflora* root were as follows: The root hairs formed as outgrowths of epidermal cells were extremely numerous. The exodermis of root consisted of 1-2 layers of closely arranged parenchymatous cells. The cells at the middle cortex of root were loose arranged to form extensive intercellular spaces to be aerenchyma. The endodermal cells of root possessed a characteristic thickening of the radial and cross cell walls. Pericycle cells of root arranged closely with thickening cell walls. The primary xylem and phloem in root arranged adjacently, the center was metaxylem pipe with no pith. Leaf upper and lower surfaces were protected by an epidermis of closely packed cells, coated with abounding waxy cuticle. Leaf hairs projected from the epidermis. Bulliform cells existed between vascular bundle on the upper epidermis of leaf. The stomata formed a cavity, the substomatal cavity. The leaf veins had three kinds of large, middle and small vascular bundles. The large and middle vascular bundles were similar to that of C<sub>3</sub> plant, while the small ones similar to that of C<sub>4</sub> plant. The results showed that *P. tenuiflora* was a middle type between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants with alkali-avoiding and drought-tolerance characteristics.

**Key words:** *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr.; root; leaf; structure; salt stress

地球表面有大面积的盐碱地, 中国盐碱地总面积约为  $9\ 913 \times 10^4$  hm<sup>2</sup>, 且其面积还在快速扩大。要改善那些具有耕作或放牧潜力的盐碱地, 筛选能适应高盐环境的耐盐植物是花费较少、切实可行的方法之一, 对抗盐、耐盐植物的研究具有重要意义<sup>[1]</sup>。耐盐植物在长期的生物演化过程中逐步形成了自己独特的防御机制, 在形态构造和生理功能方面都有一套完善的对盐渍环境适应的特征, 因而研究耐盐植物的形态结构和生理功能是植物耐盐性

研究的基础。星星草 [*Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr.] 是一种盐碱耐性较强的多年生牧草, 能够在碱斑土壤上生长发育<sup>[2]</sup>。近年来, 在耐盐生理生态方面对星星草做了一定的研

收稿日期: 2005-07-25

基金项目: 国家自然科学基金(30270234)和扬州大学大学生创新教育基金资助项目

作者简介: 韦存虚(1973-), 男, 安徽临泉人, 博士, 主要从事植物细胞结构与功能研究。

<sup>①</sup> 通讯作者

究<sup>[2-6]</sup>,有关解剖结构特征方面也有一些报道<sup>[7-12]</sup>。本研究采用光学显微镜、扫描电子显微镜和透射电子显微镜对星星草幼苗的根和叶的形态解剖特征进行了系统观察,以期为改良碱化草地、研究碱地牧草的生理生态学特征提供基础资料。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

于20 cm × 13 cm的塑料盆中装入2/3体积的珍珠岩,加600 mL Hoagland培养液至其表面湿润,将星星草种子均匀地播撒其上,置室内培养,待幼苗长至二叶期时,用0.6% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>溶液于上午8:00处理,处理时用漏斗将溶液加至塑料盆底部,7 d后取幼苗根和倒数第2叶片中部进行观察。

### 1.2 方法

1.2.1 扫描电镜观察 取新鲜材料,于液氮中迅速冷冻,经真空冷冻干燥、粘样、喷金,在XL-30型环境扫描电子显微镜(SEM)下观察并拍照。

1.2.2 透射电镜观察 将新鲜样品迅速置于含2.5%戊二醛、4%多聚甲醛、1%丹宁酸的前固定液(0.1 mol · L<sup>-1</sup>, pH 7.2 磷酸钠缓冲液配制)中,真空泵抽气使样品下沉,然后更换新的前固定液,0℃~4℃固定2 d;用相同的缓冲液洗涤5次,再以1%四氧化锇(缓冲液同前)室温固定2.5 h。用上述缓冲液洗涤3次,丙酮逐级脱水,Epon 812环氧树脂包埋。超薄切片机切片,切片厚度约700 Å,切片经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色,Philips Tecnai 12透射电子显微镜(TEM)观察并拍照。

1.2.3 光镜观察 用超薄切片机切取用Epon 812包埋的样品,半薄切片厚度1 μm,切片置于有1滴双蒸水的载玻片上,置70℃的电热板上使切片伸展和干燥。60℃烘箱中烘48 h,然后用甲苯胺蓝或天青-亚甲基蓝染色,在Olympus光学显微镜(LM)下观察与拍照。

## 2 结果和分析

### 2.1 根的结构

星星草的根可分为表皮、皮层和中柱3个基本部分(图版I-1~5)。表皮由单层细胞构成,细胞形状不规则,多向外突出形成根毛(图版I-1,2),

因此星星草根的根毛区表面密被发达的根毛(图版I-3),增加了根的吸收面积,有利于根部吸收水分。根的皮层分为外皮层、皮层薄壁组织、内皮层3部分。外皮层由2层细胞构成,排列较紧密(图版I-1,2)。外皮层以内为数量较多的皮层薄壁组织,细胞体积较大,排列较疏松,细胞之间有较大的间隙(图版I-1)。在盐胁迫下,这些皮层薄壁组织形成明显的气腔,这些气腔被解体的皮层薄壁细胞及其残余胞壁所构成的薄片隔开(图版I-2)。在内皮层的外围也存在1层排列紧密、体积较小的皮层薄壁细胞,其细胞壁也有部分加厚(图版I-4,5,箭头所示;图版I-6)。内皮层为1层连续紧密排列的细胞层,其细胞壁呈五面加厚,但外切向壁较薄,在横切面上,增厚的部分呈马蹄铁形(图版I-4,5,星号所示;图版I-6)。中柱的最外层为中柱鞘,中柱鞘细胞的细胞壁增厚,排列紧密,无胞间隙(图版I-4,5,7)。在中柱鞘和内皮层细胞之间可形成纹孔,通过胞间连丝将皮层和中柱联系起来(图版I-7)。中柱鞘以内初生韧皮部与初生木质部相间排列,初生木质部为5~7原型,根的中央为1个后生木质部导管,无髓(图版I-4,5)。导管细胞壁明显增厚,但在侧壁上存在丰富的纹孔(图版I-8)。

### 2.2 叶的结构

星星草的叶包括表皮、叶肉和叶脉3个基本部分(图版I-9;图版II-10~18)。表皮由表皮细胞、泡状细胞和气孔器组成。表皮细胞横切面近圆形,排列较为紧密、整齐(图版I-9)。表皮细胞主要由长细胞组成,呈纵行排列,其长径与叶片的延长方向平行(图版II-10)。在上表皮,叶脉上方的长细胞常向外突出形成表皮毛;长细胞也可和气孔器交互成纵列,分布于叶脉相间处(图版II-10)。在两叶脉之间的上表皮中都有1组体积较大、薄壁、高度液泡化的泡状细胞,横切面上排列成折扇形,中间的细胞最大,两旁的较小,一般每2个叶脉之间有3个泡状细胞,泡状细胞深陷(图版I-9;图版II-15)。气孔器由2个保卫细胞和2个副卫细胞组成(图版II-13)。气孔器下陷,其下有1个较大的气室,气室周围是排列疏松的含有叶绿体的叶肉细胞(图版II-13,15)。在整个叶的表皮(包括气孔器和泡状细胞)外侧壁,除发生了明显的角化外,还有丰富的蜡质层覆盖,表面可清晰地观察到蜡质纹饰,

切面可观察到角质层和呈针状的蜡质纹饰(图版 II-11,12)。

星星草的叶肉细胞从整体上看排列整齐、层次分明,没有栅栏组织与海绵组织的分化,属等面型叶。叶肉细胞近球形,叶绿体沿细胞壁分布。下表皮叶肉细胞1~2层,排列较紧密,胞间隙小。上表皮叶肉细胞1层,多分布于叶脉上方,排列为整齐的纵行,胞间隙较大(图版 I-9)。

星星草的叶脉为平行脉,叶脉的下方有机械组织(图版 II-17,18)。叶脉内的维管束为有限外韧维管束,分大、中、小3类,相间排列(图版 I-9)。大、中型维管束被内、外2层维管束鞘包围,其外层细胞薄壁,较大,所含叶绿体较叶肉细胞少;内层壁厚,面向维管束鞘的一侧更厚,细胞较小,不含叶绿体(图版 II-14,17,18)。小型维管束被单层的壁稍有增厚的薄壁细胞所包围,其细胞较大、排列整齐,所含叶绿体也较叶肉细胞中少(图版 II-16)。叶脉的大、中型维管束结构具 C<sub>3</sub>植物特点,而小型维管束结构则具 C<sub>4</sub>植物特点。从叶的维管束来看,星星草可能是介于 C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>植物之间的类型。

### 3 讨 论

植物由于受外界环境因素的影响,逐渐演化出各种各样的形态结构以适应其所生长的环境<sup>[13]</sup>。植物的根系对其生存具有重要的作用,为适应环境及生存条件,担负特殊生理功能的根在形态和结构上会发生明显的变异以适应变化。星星草的根有丰富的根毛,根皮层形成发达的通气组织;内皮层明显增厚以适应盐碱的胁迫。陆静梅等<sup>[7]</sup>认为星星草能在盐碱地上生长的主要原因是其根部薄壁细胞的变化,即皮层薄壁细胞破裂解体成为发达的通气组织,这种特殊的结构机制使根在盐碱土中直接通过地上部器官自空气中获得氧气,弥补土壤板结、乏氧的缺陷。朱宇旌等<sup>[11]</sup>认为,由于植物的根在吸收土壤溶质时主要是通过横向运输将溶质送入中柱内的导管而后再运送给地上部分,所以内皮层及其外围皮层细胞的这种特殊结构在高盐胁迫下抑制了有毒离子的进入。万长贵等<sup>[14]</sup>曾指出,根系有阻止盐分进入输导组织的功能,亦即根组织的某个部位可阻止盐分通过,而这一部位很可能在内皮层附近。王锁民等<sup>[15]</sup>认为,根系控制 Na<sup>+</sup>、促进 K<sup>+</sup>向茎部运输

的能力较强,可能与根部盐离子受到双层内皮层障碍经质膜的选择性作用再进入木质部导管有关。朱宇旌和阎顺国<sup>[8,11]</sup>认为,内皮层对盐离子有很强的选择性,或能阻止离子运输,双内皮层和通道细胞这2种细胞能阻止 Na<sup>+</sup>向中柱鞘乃至茎的运输,而 K<sup>+</sup>和 Cl<sup>-</sup>则很容易通过。本研究结果表明,星星草根的内皮层明显增厚,靠近内皮层的皮层细胞也排列紧密,可以很好地阻止 Na<sup>+</sup>的运输,而在加厚的内皮层和导管的侧壁存在纹孔和胞间连丝,有利于物质的共质体运输,保证星星草正常生长发育所需的营养物质供应。

盐胁迫同属于生理性的干旱胁迫,星星草的叶子属旱生少浆型,对盐碱胁迫的适应突出表现在表皮和叶脉上的特征。上表皮泡状细胞的存在可以使星星草在缺水严重时使叶片内卷,减少蒸腾。表皮气孔常常下陷关闭,减少了蒸腾,使其体内保持必要的水分,这是旱生植物表皮结构的特征<sup>[16]</sup>。气孔下室的存在以及叶肉细胞疏松排列,可以使星星草积累更多的气体,通过通气组织运输到根,同时气孔关闭时仍可进行光合作用。表皮细胞上的蜡质是植物对不同生态环境的适应特征,表皮细胞外切向壁蜡质纹饰对保持体内水分散失、减少强光对植物的“灼伤”等均能起到保护作用。表皮毛的存在有助于减少强光照射,增大反射,降低光吸收。对星星草叶表面蜡质的能谱分析发现<sup>[17]</sup>,星星草叶表面的蜡质具有一定的泌盐能力。星星草的维管束也比较特殊,叶脉的大、中型维管束结构具 C<sub>3</sub>植物特点,而小型维管束结构则具 C<sub>4</sub>植物特点,因此从叶的维管束来看,星星草可能是介于 C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>植物之间的类型。在生理上,C<sub>4</sub>植物一般比 C<sub>3</sub>植物具有较强的光合作用,C<sub>4</sub>植物能利用低浓度的 CO<sub>2</sub>,当外界干旱气孔关闭时,C<sub>4</sub>植物就能利用细胞间隙里的含量低的 CO<sub>2</sub>继续生长,而 C<sub>3</sub>植物则不能,所以,在干旱环境中,C<sub>4</sub>植物生长比 C<sub>3</sub>植物好。星星草维管束既表现有 C<sub>3</sub>植物类型,也表现出 C<sub>4</sub>植物的特点,这种结构的出现可能是由于长期受高盐盐境的影响逐渐演化而成,也有利于星星草在盐碱条件下进行光合作用。

#### 参考文献:

- [1] 王遵亲. 中国盐渍土[M]. 北京: 科学出版社, 1993. 1-6.
- [2] 阎秀峰, 孙国荣. 星星草生理生态学研究[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [3] 尹尚军, 石德成, 颜宏. 碱胁迫下星星草的主要胁迫反应

- [J]. 草业学报, 2003, 12(4): 51-57.
- [4] Yang S G, Baker D A. Adaptive responses of *Puccinellia tenuiflora* to salinity and osmotic stress [J]. Acta Prataculture Sinica, 1994, 3(3): 43-51.
- [5] 孙国荣, 关 畅, 阎秀峰. 盐胁迫对星星草保护酶系统的影响[J]. 草地学报, 2001, 9(1): 34-38.
- [6] 王 苹, 李建东, 欧勇玲. 松嫩平原盐碱化草地星星草的适应性及耐盐生理特性的研究[J]. 草地学报, 1997, 5(2): 80-84.
- [7] 陆静梅, 李建东, 景德章, 等. 星星草 *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr. 解剖研究[J]. 东北师大学报(自然科学版), 1994(1): 63-66.
- [8] 阎顺国. 碱茅叶表面超微结构的观察——碱茅不是泌盐植物的结构证据[J]. 草业学报, 1997, 6(3): 32-36.
- [9] 李艳波, 陈功锡. 星星草营养器官解剖构造[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 1997, 18(4): 34-37.
- [10] 朱宇旌, 张 勇. 盐胁迫下小花碱茅超微结构的研究[J]. 中国草地, 2000, 23(4): 30-32.
- [11] 朱宇旌, 张 勇, 胡自治, 等. 小花碱茅根适应盐胁迫的显微结构研究[J]. 中国草地, 2001, 23(1): 37-40.
- [12] 朱宇旌, 张 勇, 胡自治, 等. 小花碱茅叶适应盐胁迫的显微结构研究[J]. 中国草地, 2001, 23(2): 1-4.
- [13] 郑文菊, 王勋陵, 沈禹颖. 几种盐地生植物同化器官的超微结构研究[J]. 电子显微学报, 1999, 18(5): 507-512.
- [14] 万长贵, 邹秀莹. 碱茅草耐盐和脱盐机理初探[J]. 草业科学, 1990, 7(3): 3-8.
- [15] 王锁民, 朱兴运, 舒孝喜. 碱茅离子吸收与分配特性研究[J]. 草业学报, 1994, 3(1): 39-43.
- [16] 沈禹颖. 三种盐生境植物叶表的扫描电镜观察(简报)[J]. 草业学报, 1997, 6(3): 32-36.
- [17] 韦存虚, 王建波, 陈义芳, 等. 盐生植物星星草叶表皮具有泌盐功能的蜡质层[J]. 生态学报, 2004, 24(11): 2451-2456.

#### 图版说明 Explanation of Plates

**图版 I** 1: 根横切面(LM), 示根的整体结构( $\times 170$ ); 2: 根横切面(LM), 示通气组织的形成( $\times 170$ ); 3: 丰富的根毛(SEM)( $\times 24$ ); 4: 根的中柱结构(SEM)( $\times 350$ ); 5: 根的中柱横切面(LM), 示内皮层、中柱鞘和根的维管组织( $\times 400$ ); 6: 根的马蹄形的内皮层细胞和与之相邻的皮层薄壁细胞(TEM)( $\times 3100$ ); 7: 根的内皮层细胞上存在的纹孔和胞间连丝(TEM)( $\times 9600$ ); 8: 根的中柱导管纹孔(TEM)( $\times 3000$ ); 9: 叶的横切面整体图(LM), 示叶的结构( $\times 170$ ).

**Plate I** 1: Transsection of root (LM), showing the whole structure ( $\times 170$ ); 2: Transsection of root (LM), showing the formation of aerenchyma ( $\times 170$ ); 3: Abundant root hairs (SEM) ( $\times 24$ ); 4: Structure of stele of root (SEM) ( $\times 350$ ); 5: Transsection of stele of root (LM), showing the endodermis, pericycle, xylem and phloem ( $\times 400$ ); 6: Endodermis of root (TEM) ( $\times 3100$ ); 7: Pit and plasmodesma between endodermis and pericycle of root (TEM) ( $\times 9600$ ); 8: Pits of vessel in root (TEM) ( $\times 3000$ ); 9: Transsection of leaf (LM), showing the whole structure ( $\times 170$ ).

**图版 II** 10: 叶上表皮结构(SEM), 示长细胞、泡状细胞和气孔器组成及其分布( $\times 110$ ); 11: 叶表皮的蜡质纹饰(SEM)( $\times 3500$ ); 12: 叶横切面(TEM), 示表皮细胞外覆盖的蜡质纹饰( $\times 5000$ ); 13: 叶表皮气孔器的组成、气孔下室及其周围排列疏松的叶肉细胞(TEM)( $\times 1250$ ); 14: 叶维管束的结构(TEM), 示由2层细胞构成的维管束鞘( $\times 960$ ); 15: 叶横切面局部放大(LM), 示泡状细胞、气孔器和气孔室( $\times 340$ ); 16: 叶小型维管束放大(LM), 示由1层细胞构成的维管束鞘( $\times 400$ ); 17: 叶大型维管束放大(LM), 示由2层细胞构成的维管束鞘( $\times 500$ ); 18: 叶中型维管束放大(LM), 示由2层细胞构成的维管束鞘( $\times 500$ ).

**Plate II** 10: Upper epidermis of leaf (SEM), showing the long cells, bulliform cells, and stomatal apparatus ( $\times 110$ ); 11: Abundant wax ornamentation of leaf epidermis (SEM) ( $\times 3500$ ); 12: Transsection of leaf (TEM), showing the wax ornamentation up the epidermis cell ( $\times 5000$ ); 13: Stomatal apparatus, substomatal cavity and mesophyll cells of leaf (TEM) ( $\times 1250$ ); 14: Vascular bundle of leaf (TEM), showing two layers of sheath cell ( $\times 960$ ); 15: Bulliform cell, stomatal apparatus and substomatal cavity of leaf (LM) ( $\times 340$ ); 16: Structure of small vascular bundle of leaf (LM), showing one layer of sheath cell ( $\times 400$ ); 17: Structure of large vascular bundle of leaf (LM), showing two layers of sheath cell ( $\times 500$ ); 18: Structure of middle vascular bundle of leaf (LM), showing two layers of sheath cell ( $\times 500$ ).

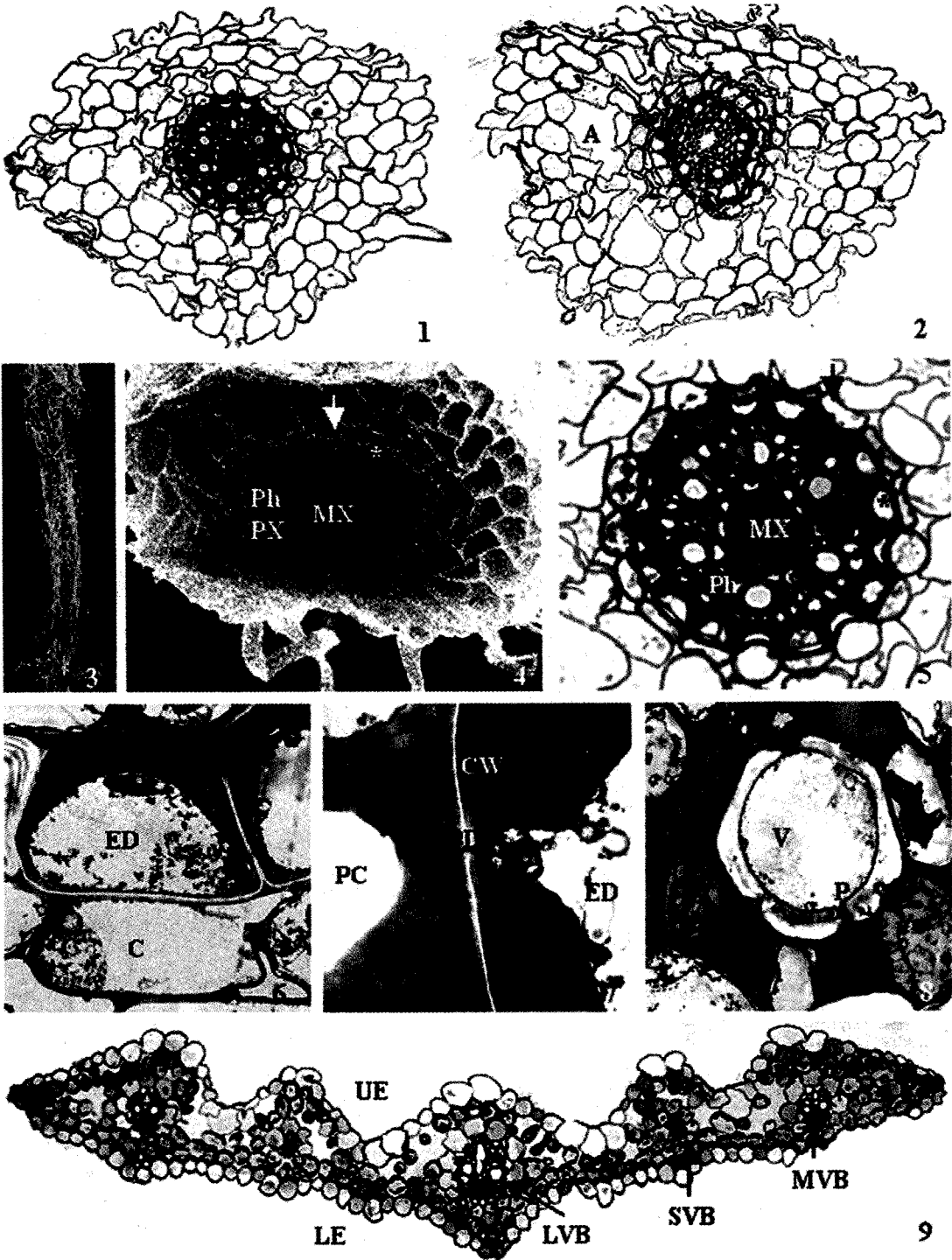
A: 通气组织 Aerenchyma; BC: 泡状细胞 Bulliform cell; BSC: 维管束鞘细胞 Bundle sheath cell; C: 皮层 Cortex; CW: 细胞壁 Cell wall; EC: 叶表皮细胞 Epidermis cell of leaf; ED: 内皮层 Endodermis; LE: 叶下表皮 Lower epidermis; LH: 叶表皮毛 Leaf hair; LVE: 大维管束 Large vascular bundle; MC: 叶肉细胞 Mesophyll cell; MVB: 中维管束 Middle vascular bundle; MX: 后生木质部 Metaxylem; P: 纹孔 Pit; PC: 中柱鞘细胞 Pericycle cell; PD: 胞间连丝 Plasmodesma; Ph: 韧皮部 Phloem; PX: 初生木质部 Primary xylem; S: 气孔 Stoma; SA: 气孔器 Stomatal apparatus; SBC: 气室 Substomatal cavity; SVB: 小维管束 Small vascular bundle; UE: 叶上表皮 Upper epidermis; V: 导管 Vessel; WO: 蜡质纹饰 Wax ornamentation; X: 木质部 Xylem

韦存虚, 等: 星星草营养器官适应盐胁迫的结构特征

图版 I

WEI Cun-xu, *et al*: Observation on structural characters of vegetative organs of *Puccinellia tenuiflora* under salt stress

Plate I



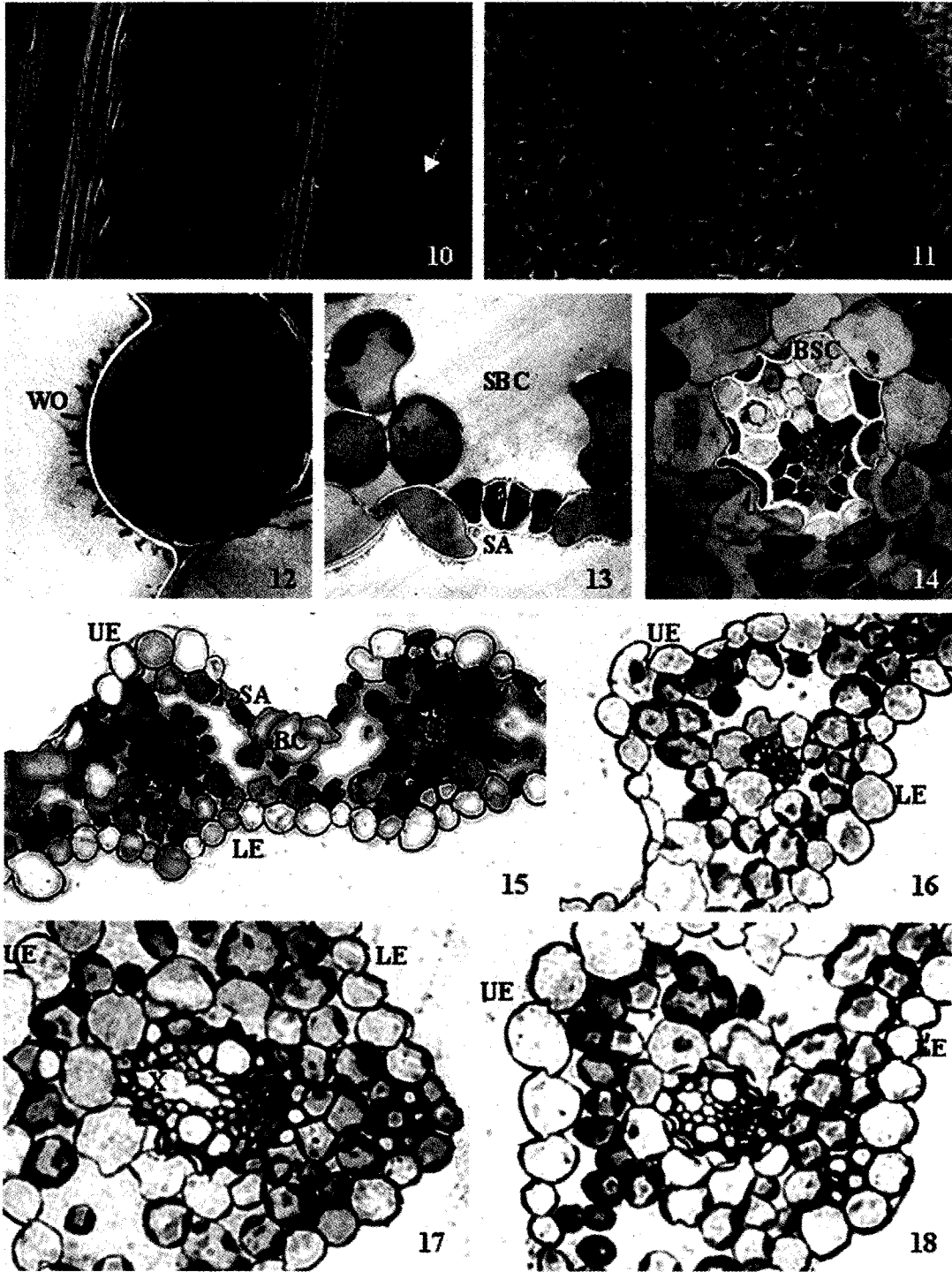
See the explanation at the end of the text

韦存虚,等: 星星草营养器官适应盐胁迫的结构特征

图版 II

WEI Cun-xu, et al: Observation on structural characters of vegetative organs of *Puccinellia tenuiflora* under salt stress

Plate II



See the explanation at the end of the text