

段瑞兵,张瑞,王乐乐,等.乌兰布和沙漠10种植物叶片PV曲线水分参数与解剖特征关系[J].中国沙漠,2024,44(5):205-216.

乌兰布和沙漠10种植物叶片PV曲线水分参数与解剖特征关系

段瑞兵^{1,2}, 张瑞², 王乐乐², 张亚鑫², 杨战¹, 董雪¹, 马迎宾¹

(1. 中国林业科学研究院 沙漠林业实验中心, 内蒙古 磴口 015200; 2. 东北林业大学 生态研究中心, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 灌木在荒漠化防治和植被恢复中发挥着重要作用,特别是在应对气候变化引发的干旱方面。然而,沙漠灌木通过形态和解剖结构特征适应干旱环境的机制仍不清楚。对乌兰布和沙漠10种常见植物在干旱胁迫环境下的叶片压力-容积(PV)曲线水分参数、叶片解剖和结构等特征及其适应机制进行研究。结果显示:(1)10种植物在PV曲线水分参数(PV性状)和解剖特征差异显著。(2) C_3 植物和 C_4 植物在PV性状、叶片厚度、角质层厚度、比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)等方面存在显著差异。 C_3 植物的失膨点水势(Ψ_{dp})和饱和含水时的渗透势(Ψ_0)值较高,但叶片水容(C_{leaf})较低。 C_3 植物的叶片厚度和角质层厚度显著低于 C_4 植物,而SLA和LDMC显著高于 C_4 植物。(3)叶片厚度、栅栏组织和海绵组织与 Ψ_{dp} 、 C_{leaf} 和弹性模量(ϵ)等PV性状之间存在显著相关关系,并且不同光合作途径植物叶片解剖特征与PV性状之间的关系表现出差异。

关键词: 干旱区; 失膨点水势; 解剖结构特征; 光合作用途径

文章编号: 1000-694X(2024)05-205-12

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2024.00118

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

0 引言

在干旱和半干旱地区,植被恢复被认为是控制荒漠化、促进生态恢复的有效方式^[1]。为遏制荒漠化,中国政府自20世纪50年代起实施了一系列生态建设项目^[2]。其中,“三北”防护林体系建设工程在水土保持、防风固沙以及调节气候等方面发挥了重要的环境修复作用^[3]。沙漠灌木对极端环境有强大适应性,并在改变地表风向、提高土壤肥力等方面发挥着积极作用,经常被用作旱区生态恢复的先锋物种^[4]。然而,近年来全球气候变化导致干旱频发,引发了大面积木本植物枯死,对生态系统格局和过程产生了严重影响^[5]。受水资源短缺和气候变化的影响,内蒙古中部地区、新疆西北地区以及陕北地区出现了冠层枯萎甚至死亡等退化现象^[6]。因此,研究荒漠植物在干旱胁迫环境下的生理、形态和解剖结构响应与适应机制,有助于了解植物在不

断变化环境中的耐旱性和适应性,为预测荒漠植物对全球气候变化的应对能力提供理论依据,对荒漠植物保护和指导植被恢复实践具有重要意义。

在干旱胁迫环境下,植物通过调整其形态、结构特征及各器官的生长速度来应对不利条件。叶片作为植物进行光合作用与水气交换的重要器官,其结构的变化能够反映植物对逆境的适应能力。PV曲线水分参数通过压力-容积(Pressure-Volume, PV)技术获得,反映植物组织在干旱条件下维持细胞膨压的能力,与植物的耐旱性密切相关^[7]。此外,叶片的解剖特征作为研究植物内部结构和细胞组织的重要手段,体现了植物在逆境条件下的适应能力。这些解剖特征通常具有较强的可塑性,能够适应不断变化的环境^[8-9]。 C_3 植物和 C_4 植物在 CO_2 固定途径、生理结构和光合效率等方面存在差异。这两类植物适应温度和水分的能力也不同。

收稿日期:2024-06-08; 改回日期:2024-09-04

资助项目:中央引导地方科技发展资金项目(2021ZY0058);内蒙古自治区自然科学基金项目(2023QN03008,2024MS03038);国家自然科学基金项目(32001374,32101595)

作者简介:段瑞兵(1990—),男,内蒙古包头人,博士研究生,主要研究方向为植物生理生态。E-mail: duanruibing@caf.ac.cn

通信作者:马迎宾(E-mail: mayingbin1988@126.com)

相较于 C_3 植物, C_4 植物具有更高的光能利用效率和较低的光呼吸速率,在高温和高光照条件下具有更高的生长和光合作用效率^[10]。水分特征与光合作用过程之间存在着协同与权衡关系^[11-12]。目前关于沙生灌木的研究较少^[13]。

荒漠植物形态和生理特征的变化是长期适应干旱环境的结果。众多学者围绕荒漠植物在干旱胁迫下的形态和生理等方面进行了一系列研究^[14-15],然而,关于不同光合途径的沙漠灌木如何通过水分适应策略和解剖特征适应干旱环境的机制仍不清楚。本研究以乌兰布和沙漠10种植物为研究对象,并依据光合途径的不同,将植物划分为 C_3 和 C_4 植物。通过测定叶片的水势、解剖和结构特征,将这些参数相结合,探究植物水分调节、生理适应性以及解剖结构与功能之间的关系,为深入理解荒漠植物的生理机制、适应性和环境响应提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于乌兰布和沙漠东北边缘的磴口县(40.15°—40.95°N, 106.15°—107.17°E),海拔1 030~1 077 m。该地区属温带大陆性季风气候,夏季炎热干燥,冬季寒冷干燥,年降水量150.3 mm,降水主要在7—8月,年潜在蒸发量2 327 mm,年平均气温9℃,7—9月平均气温23.8℃,年日照时数大于3 300 h,年均总辐射643.20 J·cm⁻²,无霜期136 d。1960—2022年气象数据显示,研究区域年均气温呈上升趋势,年降水量呈下降趋势。降水量减少的趋势可能会加剧荒漠化并导致该地区进一步的生态退化。

1.2 物种选择

选择白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、霸王(*Sarcosygium xanthoxylon*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)长势相近的健康优势植物作为样木,每种随机选取4株样木,于2021年的生长季中期(7—8月)进行叶片水势、解剖与结构性状的测定。

1.3 试验方法

1.3.1 PV曲线水分参数

黎明前从每种植物中收集了4根10 cm长的阳生带叶小枝,放入装有湿滤纸的塑封袋中,再放入冷藏箱中带回实验室,置于蒸馏水中并在避光条件下水化30~120 min,直到完全饱和。PV曲线采用自然蒸腾台架干燥法获得^[16-17]。在一天中(通常在7~10 h内)反复测量嫩枝水势(Ψ)和重量,直到 $-1/\Psi$ 与叶片水质量损失的图形成线性关系。PV曲线是以叶片水分饱和和亏缺(1-RWC)为x轴,叶片水势的倒数($1/\Psi$)为y轴建立关系图^[18],并推导PV性状:失膨点水势(Ψ_{up})、饱和含水时的渗透势(Ψ_0)和质壁分离时的相对含水量(RWC_{up})。叶水容(C_{leaf})参考Tyree等^[19]的方法得出。细胞弹性模量(ϵ)被估计为膨压损失前PV曲线初始部分上膨压与RWC之间回归的斜率^[20]。

1.3.2 叶片解剖性状

选取每种4株的6~10片阳面光合器官(叶片或同化枝),用FAA固定液固定并保存,采用常规石蜡切片法制片,番红-固绿对染,中性树胶封片,将干燥切片置于OLYMPUS显微镜下观察,并进行显微照相。用ImageJ软件(National Institutes of Health, Bethesda, 美国)测量并计算叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、角质层厚度(ET),以及叶肉组织(MES)、维管束组织(VB)与贮水组织(STO)占叶肉细胞百分比等指标特征。

1.3.3 叶片结构特征

测量比叶面积(SLA , cm²·g⁻¹)和叶片干物质含量($LDMC$, g·g⁻¹)时,在黎明前收集一年生的带叶枝条,并将其浸泡在水中直到饱和。选择每种10~20片成熟健康的叶片,使用精度为0.0001 g的电子天平对其饱和质量进行称重。然后扫描叶片面积,并在75℃干燥48 h后测定干燥的叶片质量。 SLA 为叶面积与叶干质量的比值, $LDMC$ 为叶干质量与饱和质量的比值。

1.4 数据处理

通过SPSS 20.0(Chicago, 美国)单因素方差分析(One-way ANOVA)分析不同光合途径植物各参数差异显著性;若显著($P<0.05$),再用Duncan多重比较分析不同参数间的差异性。通过线性回归分析评估叶片解剖性状与PV性状之间的关系。使用主成分分析(PCA)来评估性状和植物之间的多

重关系。提取了包含 PCA 第一个和第二个组成部分的得分。利用 SigmaPlot 12.0 软件(Chicago, 美国)绘图。图表中数据用平均值±标准误表示。

2 结果与分析

2.1 叶片(或同化枝)PV 性状和解剖特征

乌兰布和沙漠 10 种植物 PV 性状种间变异较大

(表 1)。 Ψ_{up} 和 Ψ_0 变化范围分别为-3.44(梭梭)~-1.52 MPa(黑沙蒿)和-2.66(梭梭)~-1.33(白刺) MPa。沙拐枣 C_{leaf} 最高,达到 3.04 mol·m⁻²·MPa⁻¹, 怪柳 C_{leaf} 最低,为 0.61 mol·m⁻²·MPa⁻¹。 ε 的种间变异最大,变异系数为 66.24%,变化范围 6.39(柠条)~27.79(怪柳)MPa。 RWC_{up} 的种间变异最小,变异系数为 6.89%,变化范围是 77.07%(柠条)~96.93%(怪柳)。

表 1 乌兰布和沙漠 10 种植物叶片/同化枝 PV 性状
Table 1 PV traits of leaves/assimilating branches in ten woody plant species from the Ulan Buh Desert

树种	光合途径	Ψ_{up} /MPa	Ψ_0 /MPa	$C_{leaf}/(mol \cdot m^{-2} \cdot MPa^{-1})$	ε /MPa	$RWC_{up}/\%$
白刺	C ₃	-2.45±0.11	-1.33±0.12	1.28 ±0.23	7.51±1.36	85.91±1.39
沙棘	C ₃	-1.97±0.07	-1.64±0.09	1.36±0. 11	8.65±1.46	86.53±1.43
霸王	C ₄	-3.39±0.16	-2.50±0.17	1.43±0. 08	10.52±0.69	83.45±0.74
怪柳	C ₃	-1.98±0.03	-1.85±0.08	0.61±0.11	27.79±5.88	96.93±0.68
黑沙蒿	C ₄	-1.52±0.07	-1.40±0.06	1.85±0.23	7.25±0.88	93.05±0.99
花棒	C ₃	-1.68±0.06	-1.57±0.06	2.74±0.07	6.61±0.40	93.39±0.56
沙拐枣	C ₄	-1.82±0.13	-1.57±0.07	3.04±0.35	7.99±1.27	88.64±1.84
梭梭	C ₄	-3.44±0.11	-2.66±0.09	1.98±0.19	14.20±1.11	86.35±1.15
柠条	C ₃	-2.07±0.04	-1.75±0.09	1.03±0.13	6.39±1.25	77.07±3.09
沙冬青	C ₃	-2.56±0.09	-2.14±0.06	1.06±0.08	12.24±0.63	87.09±1.86
变异系数 CV/%		29.16	25.30	49.32	66.24	6.89

10 种木本植物叶片(或同化枝)解剖特征结果表明,沙拐枣叶片最厚,达到 1 108.54 μm,柠条 LT 最薄,为 200.23 μm(表 2)。PT 与 ST 范围分别为 32.24(梭梭)~145.50 μm(霸王)、14.91(柠条)~80.12 μm(白刺),霸王、花棒、沙拐枣和梭梭的海绵组织退化。栅栏组织与海绵组织厚度比值(PT/ST)可以反映叶片水分调节的能力,反映出植物叶片在水分调节和气体交换方面的适应策略,沙棘比值最大,为 3.51,白刺比值最小,为 1.24。黑沙蒿 ET 最厚,为 6.93 μm,柠条最薄,为 1.86 μm。叶肉组织(MES)、维管束(VB)和贮水组织(STO)占叶肉细胞的百分比可以从另一角度提供叶片结构和功能的信息。MES、VB、STO 分别为 16.82%~59.22%、3.18 %~16.08%、29.93%~78.47%。可以看出,多数沙漠植物具有较高的叶肉组织和贮水组织百分比,以及较低的维管束比例。这是沙漠植物应对干旱的适应策略。柠条的 SLA 最大,为 115.78 cm²·g⁻¹,沙拐枣最小,为 29.95 cm²·g⁻¹。LDMC 变异系数最小,范围为 0.29(白刺)~0.42 g·g⁻¹(怪柳)。

2.2 不同光合作用途径植物 PV 性状、结构和解剖特征的比较

图 1 表明,C₃植物的 Ψ_{up} 和 Ψ_0 显著高于 C₄ 植物 ($P<0.05$);相反,C₃植物的 C_{leaf} 显著低于 C₄ 植物 ($P<0.05$)。两种光合作用途径植物 ε 和 RWC_{up} 差异均不显著($P>0.05$)。

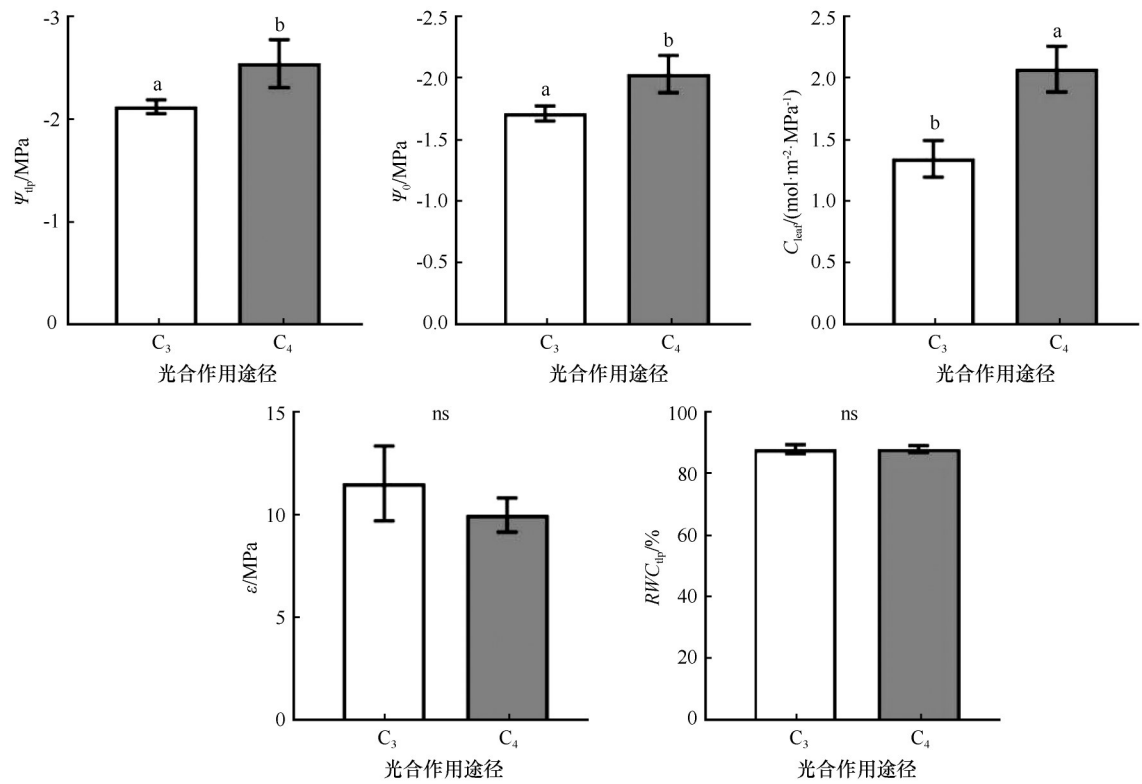
由图 2 可以看出,不同光合作用途径植物的叶片(或同化枝)结构和解剖参数差异显著($P<0.05$)。C₃植物 LT、ET 均显著低于 C₄ 植物 ($P<0.05$),相反,C₃植物的 VB、MES、SLA 和 LDMC 均显著高于 C₄ 植物 ($P<0.05$)。两种光合作用途径的 PT、ST 与 PT/ST 差异不显著($P>0.05$)。

2.3 不同光合作用途径植物叶片/同化枝 PV 性状、解剖结构之间的关系

由图 3 可以看出,随着 LT 的增加,C₃植物 Ψ_{up} 值增加,C₄植物 Ψ_{up} 值减少。随着 ET 的增加,C₃植物与 C₄植物 Ψ_{up} 值均增大。随着 PT 的增加,C₃植物与 C₄植物 Ψ_{up} 值减小。C₃植物叶片 MES 与 Ψ_{up} 显著负相

表 2 乌兰布和沙漠 10 种植物叶片/同化枝解剖与结构特征
Table 2 Anatomical and structural characteristics of leaves/assimilating branches
in ten woody plant species from the Ulan Buh Desert

树种	叶片厚度 <i>LT</i> /μm	栅栏组织 厚度 <i>PT</i> /μm	海绵组织 厚度 <i>ST</i> /μm	栅栏/海绵 组织厚度 比值 <i>PT/ST</i>	角质层厚度 <i>ET</i> /μm	叶肉组织占 叶肉细胞百 分比 <i>MES</i> /%	维管束占叶 肉细胞百分 比 <i>VB</i> /%	贮水组织占 叶肉细胞百 分比 <i>STO</i> /%	比叶面积 <i>SLA</i> (cm ² ·g ⁻¹)	叶干物质含 量 <i>LDMC</i> (g·g ⁻¹)
白刺	455.58±27.72	98.67±2.12	80.12±4.76	1.24±0.50	4.95±0.10	43.30±1.06	3.29±0.30	53.41±0.81	69.33± 3.80	0.29±0.12
沙棘	275.70±45.98	94.19±3.33	34.14±11.80	3.51±0.75	4.16±0.40	46.00±0.72	3.18±0.48	50.82±0.63	114.72±5.72	0.33±0.01
霸王	1006.97±26.05	145.50±7.69	—	—	5.34±0.19	34.30±0.39	4.03±1.15	61.68±1.52	45.83±1.27	0.33±0.01
怪柳	610.76±26.78	75.70±4.43	28.71±1.19	2.65±0.18	6.34±0.37	32.03±0.96	16.08±1.51	51.89±1.79	46.69±1.81	0.42±0.01
黑沙蒿	442.61±20.31	104.71±4.02	43.90±2.18	2.39±0.08	6.93±0.55	54.44±0.06	3.42±0.34	42.14±0.33	69.21±2.39	0.33±0.01
花棒	776.09±20.72	94.15±3.30	—	—	4.09±0.30	35.68±1.26	13.20±0.64	51.11±1.17	47.13±0.84	0.33±0.01
沙拐枣	1108.54±30.84	51.28±5.76	—	—	6.64±0.33	22.05±1.31	7.35±0.65	70.60±1.42	29.95±2.61	0.30±0.03
梭梭	1035.64±37.78	32.24±0.52	—	—	5.16±0.25	16.82±1.18	4.71±0.87	78.47±0.60	30.64±0.91	0.31±0.02
柠条	200.23±1.54	51.68±1.59	14.91±0.67	3.48±0.15	1.86±0.04	59.22±0.59	10.85±0.66	29.93±1.06	115.78±3.04	0.38±0.02
沙冬青	414.14±14.16	111.98±4.74	65.11±1.00	1.72±0.09	2.50±0.32	57.85±2.18	3.61±0.49	38.54±2.11	52.57±0.99	0.39±0.01
变异系数 <i>CV</i> /%	50.68	38.66	51.28	49.09	35.49	35.24	68.39	26.76	48.37	14.04



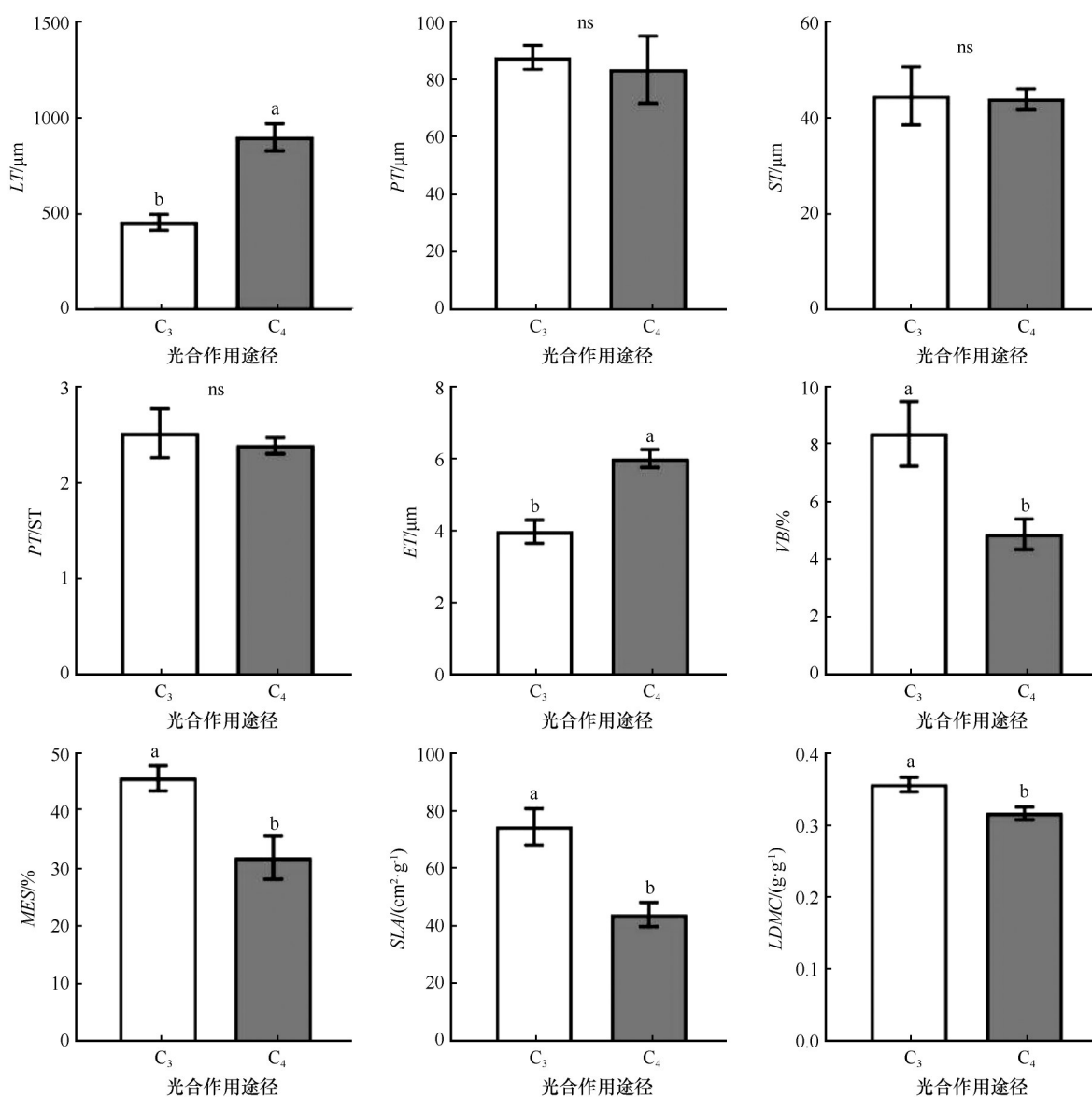
注:不同小写字母代表不同植物间差异显著($P<0.05$)

图 1 乌兰布和沙漠不同光合作用途径植物 PV 性状特征比较(平均值±标准误)

Fig.1 Comparison of PV traits in plants with different photosynthetic pathways from the Ulan Buh Desert (mean ± SE)

Note: different lowercase letters indicate significant differences among plant species ($P<0.05$), ns, not significant

关($P<0.05$), C_4 植物叶片(或同化枝) *MES* 与 Ψ_{up} 显著正相关($P<0.05$)。 C_3 植物叶片 *VB* 与 Ψ_{up} 显著正相 关($P<0.01$), C_4 植物叶片(或同化枝) *VB* 也随着 Ψ_{up} 的增加而增加,但关系不显著($P=0.72$)。 C_4 植物的



注:不同小写字母代表不同植物间差异显著($P<0.05$)

图2 乌兰布和沙漠不同光合作用途径植物叶片结构和解剖特征比较

Fig.2 Comparison of leaf structure and anatomical characteristics in plants with different photosynthetic pathways from the Ulan Buh Desert. Note: different lowercase letters indicate significant differences among plant species ($P<0.05$), ns, not significant

LT 和 STO 与 Ψ_{up} 呈显著负相关($P<0.05$)。

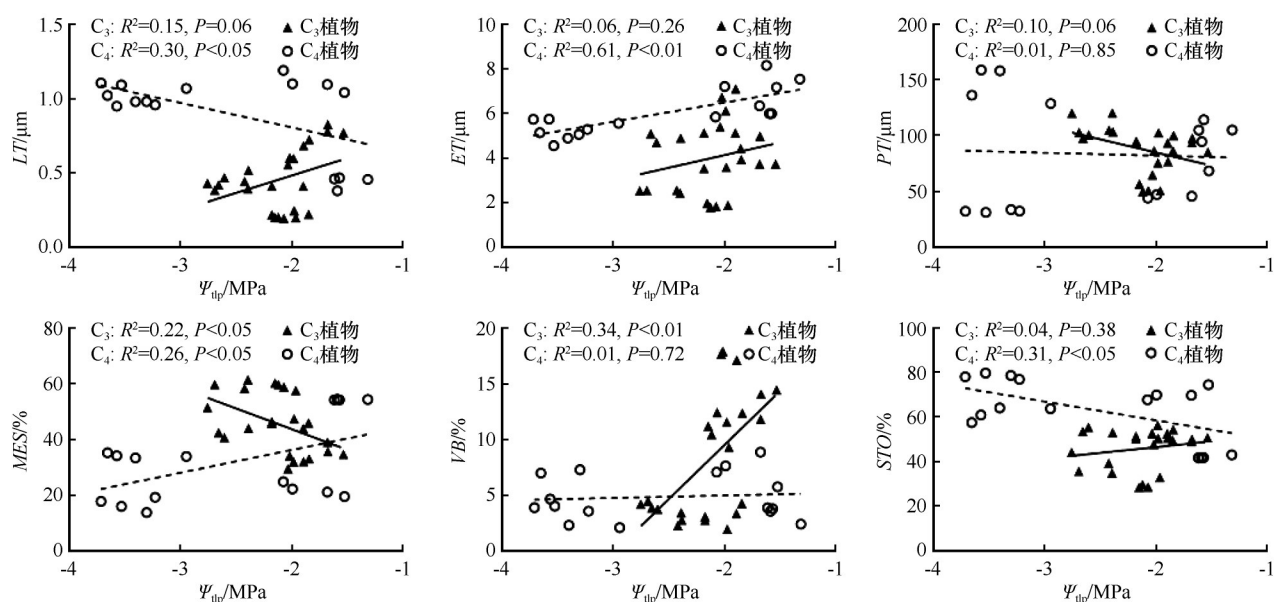
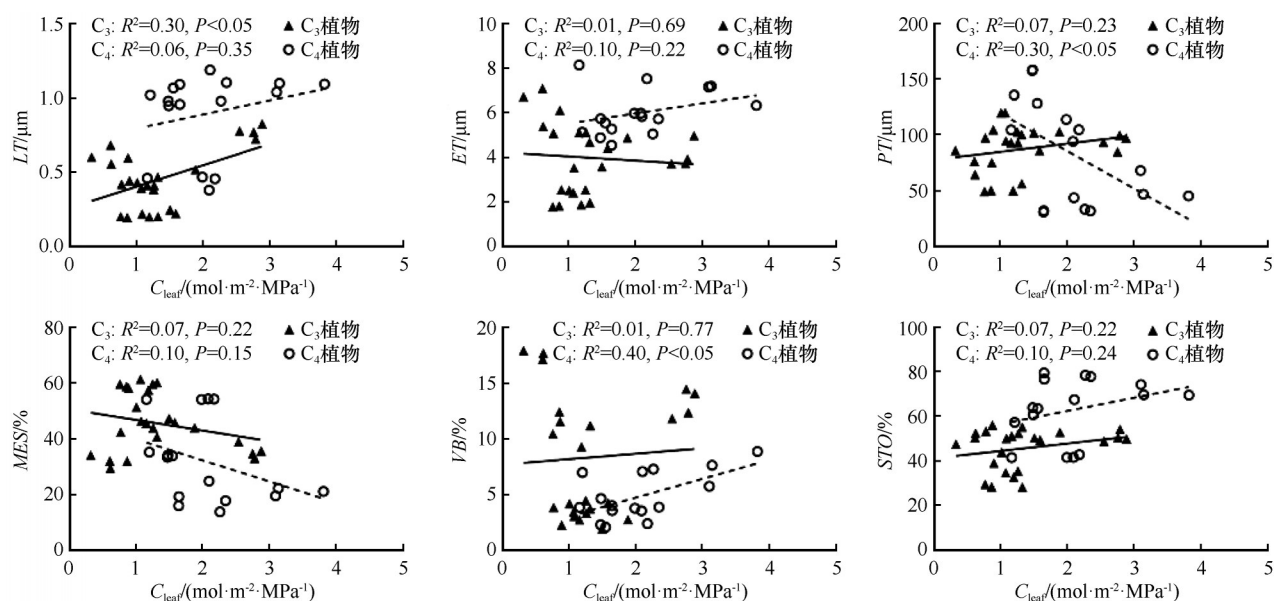
由图4可以看出,随着 LT 的增加, C_3 、 C_4 植物 C_{leaf} 均增加,其中 C_3 植物关系显著($P<0.05$)。 C_3 植物 PT 与 C_{leaf} 正相关,而 C_4 植物叶片(或同化枝) PT 与 C_{leaf} 显著负相关($P<0.05$)。 C_3 、 C_4 植物随着 MES 的减少, C_{leaf} 值均增加;随着 VB 、 STO 的增加, C_3 与 C_4 植物 C_{leaf} 值均增加。

由图5可以看出,随着 LT 的增加, C_3 、 C_4 植物 ε 均增加。随着 ET 的增加, C_3 植物 ε 显著增加($P<0.01$),而 C_4 植物则相反, ε 显著减少($P<0.05$)。随着

PT 的增加, C_3 、 C_4 植物 ε 均下降。随着 MES 的增加, C_3 、 C_4 植物 ε 均减少。 C_3 植物 VB 与 ε 呈显著正相关关系($P<0.05$),而 C_4 植物叶片(或同化枝) VB 与 ε 呈负相关关系。 C_4 植物 STO 与 ε 呈显著正相关关系($P<0.05$), C_3 植物关系不显著($P=0.47$)。

2.4 叶片/同化枝PV性状、解剖与结构特征相关性 及主成分分析

植物叶片PV性状与解剖、结构特征的相关性分析结果表明, Ψ_{up} 与 LT 、 ST 呈显著的负相关关系

图3 乌兰布和沙漠不同光合作用途径植物叶片解剖特征与 Ψ_{up} 的关系Fig.3 Relationship between leaf anatomical characteristics and Ψ_{up} in plants with different photosynthetic pathways from the Ulan Buh Desert图4 乌兰布和沙漠不同光合作用途径植物叶片解剖特征与 C_{leaf} 的关系Fig.4 Relationship between leaf anatomical characteristics and C_{leaf} in plants with different photosynthetic pathways from the Ulan Buh Desert

($P<0.05$), 相关系数分别为 -0.40 、 -0.49 ; Ψ_{up} 与 MES 、 VB 呈显著正相关关系 ($P<0.05$), 相关系数分别为 0.34 、 0.34 , Ψ_{up} 与 STO 极显著负相关 ($P<0.01$, $r=-0.45$, 图6)。除此之外, Ψ_{up} 与其他解剖及结构性状之间均无显著相关关系 ($P>0.05$)。 RWC_{up} 与 ET 、 VB 显著正相关 ($P<0.05$), 相关系数分别为 0.56 、 0.32 ; RWC_{up} 与 SLA 极显著负相关关系 ($P<0.01$, $r=-0.42$)。 ε 与 VB 、 $LDMC$ 极显著正相关 ($P<0.01$),

相关系数分别为 0.44 、 0.49 。 C_{leaf} 与 LT 、 STO 极显著正相关 ($P<0.01$), 与 MES 、 SLA 、 $LDMC$ 极显著负相关 ($P<0.01$)。

主成分(PCA)分析结果表明, 前两个轴分别解释了13个性状总方差的32.47%和22.63%(图7)。第一轴(PC1)主要与叶片解剖性状相关, 并且与 MES 、 PT/ST 、 ST 、 LT 和 ET 相关。第二轴(PC2)主要与 PV 性状相关, 与 Ψ_{up} 、 Ψ_0 和 RWC_{up} 相关。就性状簇

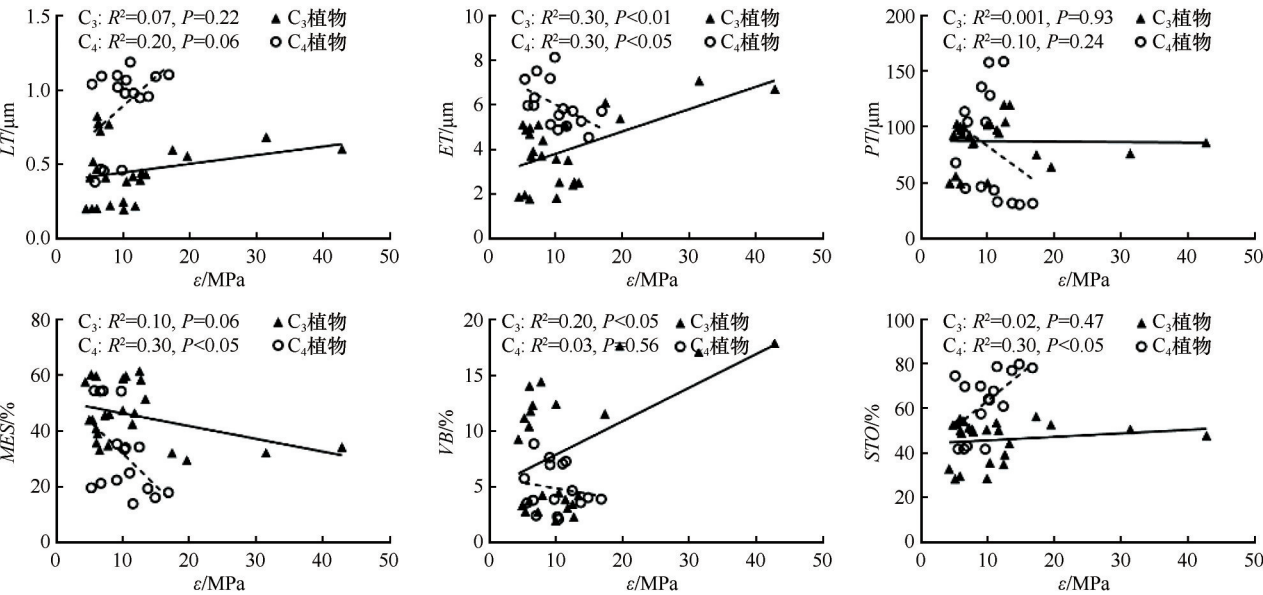
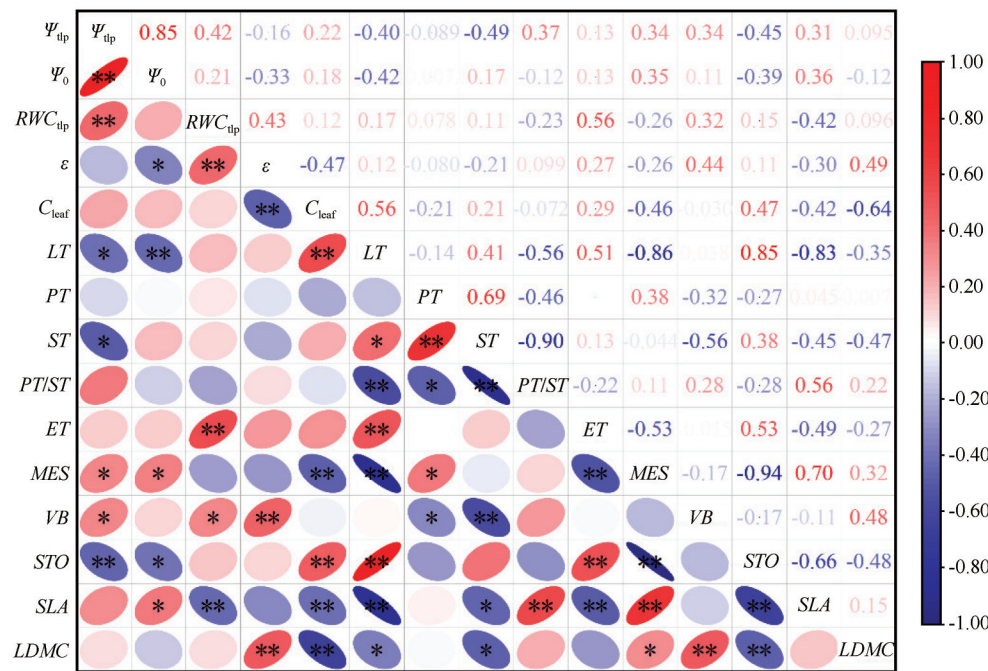


图 5 乌兰布和沙漠不同光合作用途径植物叶片解剖特征与 ε 的关系
Fig.5 Relationship between leaf anatomical characteristics and ε in plants with different photosynthetic pathways from the Ulan Buh Desert



注：*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

图 6 乌兰布和沙漠 10 种植物叶片/同化枝 PV 性状与解剖、结构特征的相关性分析

Fig.6 Correlation analysis of PV traits and anatomical and structural characteristics of leaves/assimilating branches in ten woody plant species from the Ulan Buh Desert. Note: *, $P<0.05$; **, $P<0.01$

而言,两种光合作途径形式植物沿着叶片解剖性
状轴(PC1)分别分组。 C_3 植物于右侧聚集在一起,
与高 PT 、 MES 、 RWC_{up} 和 VB 相关。 C_4 植物分组在左
侧,并与高 C_{leaf} 、 ET 、 Ψ_0 、 Ψ_{up} 和 ST 相关。

3 讨论

3.1 不同植物 PV 性状、结构和解剖特征的差异

PV 技术作为研究树木耐旱性的重要手段之一,

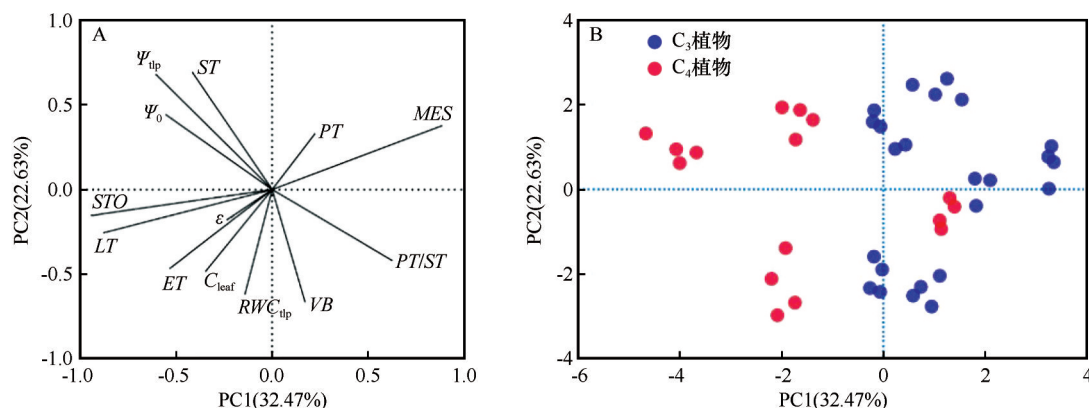


图7 乌兰布和沙漠10种木本植物13个性状的主成分(PCA)分析结果

Fig.7 Principal Component Analysis (PCA) results of 13 traits in ten woody plant species from the Ulan Buh Desert

已广泛应用于植物水分生理研究^[21-23]。通过PV曲线求得的水分参数,对了解植物组织内部水分状况及渗透调节具有重要意义。其中,Ψ_{tp}反映了植物维持最低膨压的极限渗透势,在耐旱性较强的植物中通常表现为较低的值(更负),被认为是衡量植物耐旱性的关键指标^[24-26],在水分为主要限制因子的干旱、半干旱地区有重要意义。本研究中,Ψ_{tp}和Ψ₀的变化范围分别为-3.44~-1.52 MPa和-2.66~-1.33 MPa。Bartlett等^[24]对72项研究中的317种植物进行了Meta分析,结果显示,全球半荒漠地区植物的Ψ_{tp}和Ψ₀的变化范围分别为-1.25~-4.25 MPa和-0.96~-2.78 MPa,本研究中Ψ_{tp}和Ψ₀值均在此范围内。斯琴巴特尔等^[27]利用PV技术研究了荒漠区植物蒙古扁桃的水分生理特性,结果表明其Ψ_{tp}为-3.11 MPa;李向义等^[23]对沙漠-绿洲过渡带的4种植物进行水分关系研究,发现Ψ_{tp}的变化范围为-1.50~-2.41 MPa;王乐乐等^[28]通过对东北温带森林中20种生长于半湿润区的乔木进行PV曲线性状测定,结果显示Ψ_{tp}平均值为-1.2 MPa。可以看出,从荒漠、沙漠-绿洲过渡带到半湿润区,Ψ_{tp}随着水分梯度的增加而增加(绝对值更小)。在干旱区,Ψ_{tp}通常被认为具有较低值^[29]。Zhu等^[25]汇编了中国9个木本植物群落中389种木本植物的Ψ_{tp}数据集,发现沙漠灌木林带的Ψ_{tp}为-1.52~-2.71 MPa,本研究中除梭梭、霸王外,其余植物Ψ_{tp}值均在该范围内。梭梭与霸王具有更负的Ψ_{tp},表明其耐旱能力较强于其他树种。Xu等^[30]研究了梭梭对水分条件变化的适应性,认为梭梭具有高效的形态调节和强大的气孔控制能力,有助于其适应环境的变化。石松利等^[31]对霸王水分关系参数的研究表明,霸王主要通过增加细胞质浓度的渗透调节来维持膨压,显示出较强的

耐旱性。

叶片是植物进化过程中对环境变化敏感且具有高度可塑性的器官^[32],其解剖结构特征对植物的生理功能及其在特定环境下的适应性有重要影响。沙漠木本植物通过长期适应干旱环境,形成了一系列的旱生结构特征。例如,荒漠植物的叶片通常具有较厚的角质层、下陷的气孔、发达的栅栏组织和贮水组织、退化的海绵组织以及增强的机械组织等特征^[33-34]。结合本研究对叶片解剖结构的观察结果,我们发现荒漠植物的栅栏组织发达,没有或只有少数植物有海绵组织,栅栏组织的层数通常为2~3层。这些特征有助于增加叶绿体对光照和CO₂的吸收面积,从而提高光合作用效率;同时,较厚的角质层和发达的贮水组织有助于植物在干旱条件下进行水分调节。此外,梭梭和沙拐枣等植物的叶片退化为同化枝^[35-36],同化枝代替叶片进行光和蒸腾作用,这是荒漠植物适应干旱环境形成的独特旱生结构。这些叶片特征有助于植物减少水分蒸散、提高光合作用效率,增强自身对环境变化的适应性,从而有利于在荒漠中生存和繁衍。Zhang等^[37]的研究结果显示,湿润地区藤本植物、攀缘灌木和乔木的叶片平均厚度分别为206.03、192.15 μm和15.62 μm。相较之下,本研究中荒漠植物叶片平均厚度为632.63 μm,较厚的叶片或同化枝直径的增加有利于植物更有效地利用水分。此外,本研究中角质层平均厚度为4.80 μm,较厚的角质层能够减少水分蒸散^[35,38],有利于植物维持体内水分平衡。

通过测量和计算叶片中叶肉组织、维管束和贮水组织的百分比,可以定量评估叶片的解剖结构特征,并提供关于植物生理功能和适应性线索^[39]。这些数据在植物生态学、生理学以及与环境适应性相

关的研究中具有重要意义。在荒漠植物中,植物的叶肉组织向着提高光合效率的方向发展^[32,40]。栅栏组织形成了紧密排列的细胞,一方面形成有效的屏障,减少水分的蒸散和流失,另一方面可避免强光对叶肉细胞的灼伤,并能够有效利用衍射光进行光合作用^[41-42]。维管束组织在水分和养分的输送、维持植物结构的机械支持、代谢活动和生长调控等方面发挥着重要的作用,有利于植物适应干旱和恶劣的环境条件,保证了植物正常的生长和代谢。研究表明,具有贮水组织的荒漠植物通常具有较高的抗旱能力^[43]。贮水组织储存了大量的水分,使植物在干旱条件下能够更长时间维持正常的生理功能。当植物受到干旱胁迫时,贮水组织可以向栅栏组织等提供水分,帮助叶肉细胞维持一定的渗透压,从而维持正常的生理功能^[44]。本研究中,多数植物的贮水组织所占比例较大,其中梭梭贮水组织比例高达78.47%。由此可见,在干旱的荒漠环境中,贮水组织在植物叶片的渗透调节中发挥着重要作用。黄振英等^[34]对30种新疆沙生植物营养器官的解剖学研究表明,旱生植物叶片结构向着栅栏组织与贮水组织发达、叶片退化等方向演化,这与本研究的结果一致。

3.2 不同光合作用途径植物PV性状、结构和解剖特征的差异及其相关性

C₃和C₄植物在光合作用过程中固定二氧化碳的方式存在显著差异。C₃植物通过卡尔文循环直接固定二氧化碳,而C₄植物则在进入卡尔文循环之前,先将二氧化碳固定为四碳化合物。由于光合作用途径不同,C₃和C₄植物的水分利用效率和耐旱性也有所差异。本研究中,C₃植物的 Ψ_{ip} 和 Ψ_0 均显著高于C₄植物,表明C₄植物耐旱性优于C₃植物,这与C₄植物通常生存于更为严酷的高温干旱环境的特性一致^[45]。Jacob等^[46]研究发现,C₃草本的 Ψ_{ip} 比C₄草本更负,这与本研究结果相反。这种差异可能与 Ψ_{ip} 在不同生活型植物中的溶质积累方式有关。通过对比解剖结构,我们发现C₄植物LT和ET显著大于C₃植物。一方面,较厚的叶片可以储存充足的水分,维持稳定的水分供应^[47]。另一方面,较厚的角质层被认为是防止排气孔水分损失的有效屏障^[48]。厚叶片通过增加叶绿素等成分的体积和氮含量,从而提高植物在强光照条件下的光合能力。相较于薄叶,厚叶更能有效保护植物免受阳光损害^[49-50],这

可能是C₄植物能够在干旱生境中生存的一种机制,这与C₄植物在高温、强光和低水分条件下能保持高的光合速率的特性^[51]一致。

C₃植物的SLA和LDMC均高于C₄植物,这与Akram等^[52]的研究结果一致。C₃植物的高SLA表明其具有较高的叶片内阻力和较低的角质层导水率^[53]。C₃植物具有较高LDMC,意味着C₃植物叶细胞之间存在较小的细胞间隙,且叶肉细胞对气体扩散具有较高的阻力,进而减少叶片蒸腾,这可能是适应干旱的一种策略。C₄植物的高LT表明其可能具有较低的LDMC^[49]。

PV曲线参数与叶片解剖学之间的关系为理解植物如何在干旱胁迫下调节水分提供了新的见解。对于两种不同光合途径的植物,PV性状与解剖结构间的关系较为复杂。有些性状之间关系一致,如ET与 Ψ_{ip} 、MES与 ε 。然而,有些性状之间关系呈相反关系,如MES与 Ψ_{ip} ,这可能反映出不同植物在生态策略轴上处于适应或竞争的位置^[54]。相关性分析结果显示, Ψ_{ip} 与叶片解剖性状之间存在显著相关性。 Ψ_{ip} 与LT和STO呈显著负相关,表明随着叶片厚度和贮水组织的增加,膨压丧失点的水势变得更负。 Ψ_{ip} 与MES、VB呈显著正相关,表明随着叶肉细胞和维管束比例的减少,植物忍耐干旱的能力增强。Nguyen等^[55-56]的研究强调了叶片解剖学在解释PV曲线中的重要性,突出了叶片解剖结构在决定 Ψ_{ip} 、 Ψ_0 以及 ε 和C_{leaf}等参数中的作用。通过探究不同光合途径植物的PV曲线参数与叶片解剖学特征之间的关系,我们不仅加深了对沙生植物在干旱胁迫下生理适应机制的理解,也为未来在不同生态环境下探索植物适应策略提供了新的视角。

4 结论

乌兰布和沙漠10种植物叶片(或同化枝)PV性状和解剖特征存在显著的种间差异,表现出不同的适应性。多数沙漠植物表现出较高的MES和STO,以及相对较低的VB,这表明这些植物通过增加水分储存和减少水分散失来适应干旱环境。PT/ST的变化反映了不同植物在水分调节和气体交换方面的适应策略。

不同光合途径植物在PV性状和解剖特征上存在显著差异。C₃植物的 Ψ_{ip} 和 Ψ_0 较高,但C_{leaf}较低。C₃植物的LT、ET均显著低于C₄植物,而SLA和LDMC显著高于C₄植物。MES和VB在C₃植物中较

高。 LT 、 PT 和 ST 与 Ψ_{tp} 、 C_{leaf} 和 ε 等PV性状之间存在显著相关关系。 C_3 植物叶片的 MES 与 Ψ_{tp} 呈显著负相关,而 C_4 的 ET 和 MES 与 Ψ_{tp} 呈显著正相关。主成分分析表明,不同光合途径的植物在叶片解剖特征轴(PC1)上分组,其中 C_3 植物与高 PT 、 MES 、 RWC_{tp} 和 VB 相关, C_4 植物则与高 C_{leaf} 、 ET 、 Ψ_0 、 Ψ_{tp} 和 ST 相关。

乌兰布和沙漠的木本植物通过多样化的PV性状和解剖特征来适应干旱环境,不同光合途径的植物在这些特征上存在差异,为深入理解沙漠植物的生理适应机制提供了重要依据。

参考文献:

- [1] Li X R, Xiao H L, Zhang J G, et al. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the Tengger Desert, northern China[J]. Restoration Ecology, 2004, 12(3): 376–390.
- [2] Chu X, Zhan J, Li Z, et al. Assessment on forest carbon sequestration in the Three-North Shelterbelt Program region, China[J]. Journal of Cleaner Production, 2019, 215: 382–389.
- [3] Zhang D, Zuo X, Zang C. Assessment of future potential carbon sequestration and water consumption in the construction area of the Three-North Shelterbelt Programme in China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 303: 108377.
- [4] Bai Y, Zhang Y, Michalet R, et al. Responses of different herb life-history groups to a dominant shrub species along a dune stabilization gradient[J]. Basic and Applied Ecology, 2019, 38: 1–12.
- [5] McDowell N G, Allen C D. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(7): 669–672.
- [6] Yu T, Liu P, Zhang Q, et al. Detecting forest degradation in the three-north forest shelterbelt in China from multi-scale satellite images[J]. Remote Sensing, 2021, 13(6): 1131.
- [7] 杨柳, 孙慧珍. 植物水分生理研究中的压力-容积测定技术几个关键问题[J]. 生态学报, 2014, 33(1): 229–234.
- [8] 吴建慧, 郭瑶, 赵倩竹, 等. 干旱胁迫对绢毛委陵菜叶片解剖结构和生理指标的影响[J]. 草业科学, 2012, 29(8): 1229–1234.
- [9] 李瑞强, 王玉祥, 孙玉兰, 等. 盐胁迫对无芒雀麦幼苗叶片形态及解剖结构的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(6): 1450–1459.
- [10] Ehleringer J R, Cerling T E. C_3 and C_4 photosynthesis[J]. Encyclopedia of Global Environmental Change, 2002, 2(4): 186–190.
- [11] Brodribb T, Holbrook N M, Gutierrez M. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(11): 1435–1444.
- [12] Kocacinar F, Mckown A D, Sage T L, et al. Photosynthetic pathway influences xylem structure and function in *Flaveria* (Asteraceae) [J]. Plant, Cell and Environment, 2008, 31(10): 1363–1376.
- [13] Liu H, Taylor S H, Xu Q, et al. Life history is a key factor explaining functional trait diversity among subtropical grasses, and its influence differs between C_3 and C_4 species[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(5): 1567–1580.
- [14] 种培芳, 李航逸, 李毅. 荒漠植物红砂根系对干旱胁迫的生理响应[J]. 草业学报, 2015, 24(1): 72–80.
- [15] 徐梦琦, 高艳菊, 张志浩, 等. 干旱胁迫对疏叶骆驼刺幼苗生长和生理的影响[J]. 干旱区研究, 2023, 40(2): 257–267.
- [16] Hinckley T, Duhme F, Hinckley A, et al. Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity[J]. Plant, Cell and Environment, 1980, 3(2): 131–140.
- [17] Turner N C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique[J]. Irrigation Science, 1988, 9(4): 289–308.
- [18] Meinzer F C, Woodruff D R, Marias D E, et al. Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso- and anisohydric conifer species[J]. Plant, Cell and Environment, 2014, 37(11): 2577–2586.
- [19] Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique[J]. Journal of Experimental Botany, 1972, 23(1): 267–282.
- [20] Bartlett M K, Scoffoni C, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis[J]. Ecology Letters, 2012, 15(5): 393–405.
- [21] 王万里. 压力室 (PRESSURE CHAMBER) 在植物水分状况研究中的应用[J]. 植物生理学通讯, 1984, 3: 52–57.
- [22] 李吉跃. PV技术在油松侧柏苗木抗旱特性研究中的应用[J]. 北京林业大学学报, 1989, 11(1): 3–11.
- [23] 李向义, 张希明, 何兴元, 等. 沙漠-绿洲过渡带四种多年生植物水分关系特征[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1164–1171.
- [24] Bartlett M K, Zhang Y, Kreidler N, et al. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait[J]. Ecology Letters, 2014, 17(12): 1580–1590.
- [25] Zhu S D, Chen Y J, Ye Q, et al. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits[J]. Tree Physiology, 2018, 38(5): 658–663.
- [26] Blackman C J. Leaf turgor loss as a predictor of plant drought response strategies[J]. Tree Physiology, 2018, 38(5): 655–657.
- [27] 斯琴巴特尔, 秀敏. 荒漠植物蒙古扁桃水分生理特征[J]. 植物生态学报, 2007, 31(3): 484–489.
- [28] 王乐乐, 周正虎, 金鹰, 等. 东北温带森林20种乔木树种叶片干旱容忍性特征[J]. 应用生态学报, 2022, 33(1): 1–8.
- [29] Rosas T, Mencuccini M, Barba J, et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient[J]. New Phytologist, 2019, 223(2): 632–646.
- [30] Xu H, Li Y, Xu G, et al. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation[J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(4): 399–409.
- [31] 石松利, 王迎春, 周红兵, 等. 濒危种四合木与其近缘种霸王

- 水分关系参数和光合特性的比较[J].生态学报,32(4):1163–1173.
- [32] 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].植物学报,2005,22(增刊1):118–127.
- [33] 庞杰,张凤兰,郝丽珍,等.沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应[J].生态环境学报,2013,22(4):575–581.
- [34] 黄振英,吴鸿,胡正海.30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应[J].植物生态学报,1997,21(6):521–530.
- [35] 刘玉冰,李新荣,李蒙蒙,等.中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征[J].植物生态学报,2016,40(11):1189.
- [36] Feng X, Liu R, Li C, et al. Multi-level physiological and morphological adjustment of *haloxylon ammodendron* related to groundwater drawdown in a desert ecosystem[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 324: 109096.
- [37] Zhang K Y, Yang D, Zhang Y B, et al. Differentiation in stem and leaf traits among sympatric lianas, scandent shrubs and trees in a subalpine cold temperate forest[J]. Tree Physiology, 2021, 41(11):1992–2003.
- [38] 张海娜,苏培玺,李善家,等.荒漠区植物光合器官解剖结构对水分利用效率的指示作用[J].生态学报,2013,33(16):4909–4918.
- [39] Ivanova L A, Yudina P K, Ronzhina D A, et al. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C_3 steppe plants to aridity[J]. New Phytologist, 2018, 217(2):558–570.
- [40] 李爱平,王晓江,杨小玉,等.库布齐沙漠几种沙生灌木叶解剖结构耐旱特征研究[J].中国沙漠,2010,30(6):1405–1410.
- [41] 杨树德,陈国仓,张承烈,等.胡杨披针形叶与宽卵形叶的渗透调节能力的差异[J].西北植物学报,2004(9):1583–1588.
- [42] 杨戈,王常贵.罗布泊地区几种旱生植物茎、叶结构的初步研究[J].干旱区研究,1984,57(1):57–63.
- [43] 咎丹丹,庄丽,黄刚,等.不同梭梭种群同化枝的解剖结构特征及其与生态因子的关系分析[J].西北植物学报,2016,36(2):309–315.
- [44] 刘莉,任昱.几种沙生植物水分代谢问题探讨[J].内蒙古林业科技,2011,37(3):8–12.
- [45] 龚春梅,宁蓬勃,王根轩,等. C_3 和 C_4 植物光合途径的适应性变化和进化[J].植物生态学报,2009,33(1):206–221.
- [46] Jacob V, Choat B, Churchill A C, et al. High safety margins to drought-induced hydraulic failure found in five pasture grasses[J]. Plant, Cell and Environment, 2022, 45(6):1631–1646.
- [47] Ogburn R M, Edwards E J. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage[J]. Plant, Cell and Environment, 2012, 35(9):1533–1542.
- [48] 闫海龙,张希明,许浩,等.塔里木沙漠公路防护林植物沙拐枣气体交换特性对干旱胁迫的响应[J].中国沙漠,2007,27(3):460–465.
- [49] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs[J]. Ecology, 2001, 82(2):453–469.
- [50] Liu C, Li Y, Xu L, et al. Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1):5803.
- [51] Moore P D. High hopes for C_4 plants[J]. Nature, 1994, 367(6461):322–323.
- [52] Akram M A, Zhang Y, Wang X, et al. Phylogenetic independence in the variations in leaf functional traits among different plant life forms in an arid environment[J]. Journal of Plant Physiology, 2022, 272:153671.
- [53] Sack L, Scoffoni C, John G P, et al. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13):4053–4080.
- [54] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H, et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. New Phytologist, 2005, 166(2):485–496.
- [55] Nguyen H T, Meir P, Sack L, et al. Leaf water storage increases with salinity and aridity in the mangrove *Avicennia marina*: integration of leaf structure, osmotic adjustment and access to multiple water sources[J]. Plant, Cell and Environment, 2017, 40(8):1576–1591.
- [56] Nguyen H T, Meir P, Wolfe J, et al. Plumbing the depths: extracellular water storage in specialized leaf structures and its functional expression in a three-domain pressure-volume relationship[J]. Plant, Cell and Environment, 2017, 40(7):1021–1038.

Relationship between leaf PV curve water parameters and anatomical characteristics of ten plants species in the Ulan Buh Desert

Duan Ruibing^{1,2}, Zhang Rui², Wang Lele², Zhang Yaxin², Yang Zhan¹, Dong Xue¹, Ma Yingbin¹

(1. *Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, Inner Mongolia, China;*

2. *Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China*)

Abstract: Shrubs play a crucial role in desertification control and vegetation restoration, especially under the influence of drought induced by climate change. However, the morphological and anatomical characteristics of desert shrubs and their adaptation mechanisms remain unclear. In this study, ten common plant species were selected from the same site conditions in the Ulan Buh Desert, and were classified into C_3 and C_4 plants based on their photosynthetic pathways. We investigated the leaf PV curve water parameters of the plants under drought stress, as well as their leaf anatomy, structure, and adaptation mechanisms. Our results indicate that: (1) There is significant interspecific variation among the ten woody plants in terms of their PV traits and anatomical characteristics. (2) There are significant differences between C_3 and C_4 plants in PV traits, leaf thickness, cuticle thickness, specific leaf area (SLA), and leaf dry matter content ($LDMC$). C_3 plants exhibit higher values of turgor loss point (Ψ_{tp}) and osmotic potential at full turgor (Ψ_0), but lower leaf water capacity (C_{leaf}) compared to C_4 plants. The leaf thickness and cuticle thickness of C_3 plants are significantly lower than those of C_4 plants, while SLA and $LDMC$ are significantly higher in C_3 plants. (3) There are significant correlations between leaf thickness, mesophyll structure, and Ψ_{tp} , C_{leaf} , and modulus of elasticity (ε) among PV traits. Moreover, the relationship between leaf anatomical characteristics and PV traits varies among plants with different photosynthetic pathways.

Key words: arid region; turgor loss point; anatomical structure characteristics; photosynthetic pathway