

DOI: 10.20103/j.stxb.202405091045

王雨晴, 马富龙, 郝瑜, 张茜, 马赵群, 韩路, 王海珍. 胡杨异形叶水力性状对地下水埋深梯度的响应. 生态学报, 2025, 45(16): - .

Wang Y Q, Ma F L, Hao Y, Zhang X, Ma Z Q, Han L, Wang H Z. Response of hydraulic traits in heteromorphic leaves of *Populus euphratica* Oliv. to groundwater depths. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16): - .

胡杨异形叶水力性状对地下水埋深梯度的响应

王雨晴¹, 马富龙², 郝瑜¹, 张茜², 马赵群¹, 韩路², 王海珍^{3,*}

¹ 塔里木大学生命科学与技术学院, 阿拉尔 843300

² 塔里木大学农学院, 阿拉尔 843300

³ 塔里木大学园艺与林学院, 阿拉尔 843300

摘要: 水分是限制荒漠植被生存的最重要因素, 叶片水力性状在物质运输和水分供应方面发挥重要作用。胡杨 (*Populus euphratica* Oliv.) 作为干旱半干旱地区的典型代表树种, 具有异形叶性, 但目前缺乏针对其叶脉性状和水力学特性的深入研究。以成年胡杨的 3 种典型异形叶 (条形叶、卵形叶、锯齿阔卵形叶) 为试验材料, 探究其水力性状 (水势、叶脉、气孔、解剖结构) 对地下水埋深 (GWD) 梯度的响应及在干旱逆境下的适应策略。结果表明: (1) 胡杨异形叶水势、水力导度随 GWD 增加呈下降趋势, 叶脉密度、气孔密度、叶厚度则增大且在不同 GWD 生境间差异显著; 中脉直径、气孔大小随 GWD 增加而减小且在不同 GWD 生境间及异形叶间差异均显著。 (2) 胡杨异形叶叶脉密度、叶脉闭合度与 GWD 呈极显著正相关, 水势、叶厚度、栅海比与 GWD 呈极显著负相关。 (3) 条形叶主要通过次脉密度、叶脉闭合度和栅海比、叶厚度之间的协调来提高叶片水分传输和保水能力以应对干旱胁迫; 卵形叶通过次脉密度增加及气孔密度与大小、导管密度与面积之间的权衡来维持叶片水分传输与水分损失的平衡; 锯齿阔卵形叶具有较高的叶脉密度及叶脉闭合度, 同时中脉直径显著减小, 叶脉系统的物质运输和水分供应能力强于其他 2 种叶形, 叶片抗旱能力更强。 (4) 随 GWD 增加, 胡杨异形叶主要通过优化叶脉性状来减轻水力限制, 以适应日益干旱的荒漠环境。阐明胡杨异形叶水力性状适应干旱变化的生态策略, 将为塔里木极端干旱区日益旱化荒漠环境的植物抗逆适应机理提供理论依据, 并为极端干旱区胡杨林保育复壮及荒漠河岸林生态恢复提供科学依据。

关键词: 胡杨异形叶; 叶脉; 气孔; 解剖结构; 适应策略; 极端干旱区

Response of hydraulic traits in heteromorphic leaves of *Populus euphratica* Oliv. to groundwater depths

WANG Yuqing¹, MA Fulong², HAO Yu¹, ZHANG Xi², MA Zhaoqun¹, HAN Lu², WANG Haizhen^{3,*}

¹ College of Life Science and Technology, Tarim University, Alar 843300, China

² College of Agronomy, Tarim University, Alar 843300, China

³ College of Horticulture and Forestry, Tarim University, Alar 843300, China

Abstract: Water is the most important factor limiting the survival of desert vegetation, and leaf hydraulic traits play an important role in material transportation and water supply. As a typical representative tree species in arid and semi-arid regions, *Populus euphratica* Oliv. has heteromorphic leaf characteristics, but there is a lack of in-depth studies on its leaf vein traits and hydraulic properties. Three typical heteromorphic leaves (lanceolate, oval, and serrated broad-oval) of adult *P. euphratica* were used as experimental materials to investigate the response of their hydraulic traits (water potential, leaf veins, stomata, and anatomical structure) to the gradient of the groundwater depth (GWD) and the adaptation strategies under drought adversity. The results showed that: (1) The water potential and hydraulic conductivity of heteromorphic

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32160250, 31660117)

收稿日期: 2024-05-09; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: whzzky@163.com

leaves of *P. euphratica* showed a decreasing trend with the increase of GWD, while leaf vein density, stomatal density, and leaf thickness increased and differed significantly among different GWD habitats; the middle vein diameter and stomatal area decreased with the increase of GWD, and the differences were significant among different GWD habitats and among heteromorphic leaves. (2) The leaf vein density and loopiness of veins of heteromorphic leaves of *P. euphratica* showed a highly significant positive correlation with GWD, while water potential, leaf thickness, and palisade tissue/spongy tissue showed a highly significant negative correlation with GWD. (3) Lanceolate leaves improved leaf water transport and water retention capacity primarily through coordination between minor vein density, loopiness of veins and palisade tissue/spongy tissue, and leaf thickness to respond the drought stress; Oval leaves maintained a balance between leaf water transport and water loss through increased minor vein density and trade-offs between stomatal density and area, vessel density and area; Serrated broad-oval leaves had higher vein density and loopiness of veins, meanwhile, the middle vein diameter was significantly reduced, so that the material transportation and water supply capacity of the leaf vein system was stronger than that of the other two leaf shapes, and the leaf blade was more drought-resistant. (4) With increasing GWD, heteromorphic leaves of *P. euphratica* mitigated hydraulic limitation mainly by optimizing leaf vein traits in order to adapt to increasingly arid desert environments. Elucidating the ecological strategies of the hydraulic traits of the heteromorphic leaves of *P. euphratica* to adapt to drought changes will provide a theoretical basis for the mechanism of plant resistance and adaptation in the increasingly arid desert environments in the extreme arid zone of the Tarim, as well as a scientific basis for the conservation and rejuvenation of the *P. euphratica* forests in extreme arid zones and the ecological restoration of the desert riparian forests.

Key Words: heteromorphic leaves of *Populus euphratica*; leaf veins; stomata; anatomical structure; adaptation strategies; extreme arid regions

植物整个生命过程中不仅会经历不同的生长发育阶段,同时还需面对复杂的环境变化。叶片是植物与周围环境进行碳、水、能量交换和对环境条件最敏感的器官,其形态结构可塑性差异化地调控植物的生理过程、资源获取利用和适应策略。前人研究表明叶性状可塑性在不同类群间的变异主要受环境而非演化驱动^[1],叶性状的多样性在种间与种内差异显著并受性状相关性制约^[2]。叶片水力性状是叶片为适应外界环境而形成的水分传输方面的生存策略^[3]。其中,叶脉对水分环境敏感并直接影响叶片水分供给能力^[4-5],气孔调节植物水气交换并影响叶片水分蒸腾与碳同化^[6-8],两者协同变异^[7,9],共同影响着叶片碳水平衡和水分利用效率。干旱胁迫下,新疆杨(*Populus alba* var. *pyramidalis* Bunge)树冠上部的叶水势、叶含水量及枝条含水量均低于下部^[10];杨树(*Populus* L.)气孔密度越低,水分利用效率及抗旱性越高^[11];而栅栏组织厚度和栅海比越大,植物的光能利用效率越高,抗旱能力越强^[12]。大多数研究表明,高叶脉密度/直径有利于改善叶肉水力路径长度,提高叶水力导度并促进气孔导度、光合速率,增强植物抗旱性^[5,13-14]。Dengler 等^[15]指出陆地植物进化史上叶片形状和维管形态一直紧密相连,其中叶片形态的发生和主脉的形成是时间协调的,而小脉是在叶片膨大过程中形成的。因此,植物叶脉性状影响植物水分供需平衡与叶片形态及其抗旱能力,探讨植物水力性状与水分梯度的关系有助于揭示植物应对干旱环境的适应机制。

水分是限制干旱区植物生存、分布的关键因素。塔里木盆地作为我国四大生态脆弱区之一,远离海洋,降水稀少、地表水匮乏,地下水则成为荒漠植被赖以生存的最为重要的水分来源。然而近年来全球变暖及区域水资源过度开采,干旱强度、频率和持续时间不断增加,地下水埋深持续增加,直接影响着植物水分和养分吸收、供应及各种生理生化代谢过程,威胁荒漠植被的生存发展与区域生态安全^[16-18]。近年来,胡杨林大面积衰败引发广泛关注,众多学者对胡杨种群、光合与水分生理、抗旱机制及异形叶在树冠垂直高度的分布格局等开展了相关研究^[16-17,19-20],但对长期缺水的胡杨缺乏针对叶脉性状和水力学特性的深入研究。胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)为杨柳科杨属植物,是生活在沙漠中唯一的乔木树种,随生长发育进程出现多种形

态的异形叶,是研究叶形多态性的理想材料。作为干旱半干旱地区的典型代表树种,在长期遭受干旱胁迫的条件下,其叶脉和水力特性必然具有一定的特殊性。本研究以塔里木极端干旱区胡杨成年树冠上 3 种典型异形叶(条形叶、卵形叶、锯齿阔卵形叶)为材料,研究其水力性状沿地下水埋深梯度的变异格局及相互关系,探讨水力系统响应干旱胁迫的优化适应机理,以期阐明胡杨 3 种异形叶适应干旱区日益旱化荒漠环境的生理生态策略,为胡杨林保护、退化生态系统恢复及生态输水工程提供科学理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆塔里木河上游,海拔 800—1300 m,年均太阳辐射 133.7—146.3 kcal/cm²,年均日照 2556.3—3031.2 h,年均气温 10.6 ℃,年均日较差 15 ℃,年平均≥10 ℃稳定积温达 3953 ℃,无霜期 190—251 d,年均降水量 40.1—82.5 mm,年均蒸发量 1876.6—2558.9 mm,年平均风速 2.3 m/s,多为西北风或西风。2022 年生长季于阿瓦提县丰收三场、塔河源、南口镇、沙雅县天然胡杨林内,垂直河岸设置 50 m 宽的样带,根据植物群落结构组成、胡杨密度、长势情况设置 3—5 个 50 m × 50 m 的调查样方。采用机械打井建立地下水位观测井(PVC 管,10 m),用于长期监测地下水埋深(GWD)变化。GWD 采用电导法测定^[19],各样地基本特征见表 1^[21]。

表 1 样地概况

Table 1 Characteristics of the plots

样地 Site	经纬度 Longitude and latitude	地下水埋深 GWD/m	密度 Density/ (株/hm ²)	平均树龄 Average age/a	平均树高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm
塔河源	80°58'27"N, 40°30'04"E	1.0—1.5	290.5	80.2	6.4	26.3
南口镇	81°09'10"N, 40°26'29"E	2.3—2.7	171.3	69.1	8.5	22.6
阿瓦提	80°23'35"N, 40°19'44"E	4.0—4.5	268.1	64.6	7.9	21.1
沙雅县	81°59'43"N, 40°41'19"E	7.5—8.0	120.2	110.6	7.8	36.4

1.2 研究方法

2022 年 7—8 月在塔河源、南口镇、阿瓦提、沙雅县四个不同 GWD 样地分别随机选择生长健康、无病虫害、叶形分化明显的成年胡杨 10 株作为采样株,条形叶着生于树冠下层,卵形叶分布在树冠中层,锯齿阔卵形叶分布在树冠上层,随 GWD 增加,条形叶逐渐减少以至消失,锯齿阔卵形叶占据树冠大部分的空间。在树冠上、中、下层三个高度四周方向剪下生长良好的当年生小枝(末端无分枝),野外现场测定 3 种异形叶的叶片水势、气体交换参数(蒸腾速率 *E* 等)。同时每株采集条形、卵形、锯齿阔卵形叶(图 1)各 10—15 片,一部分

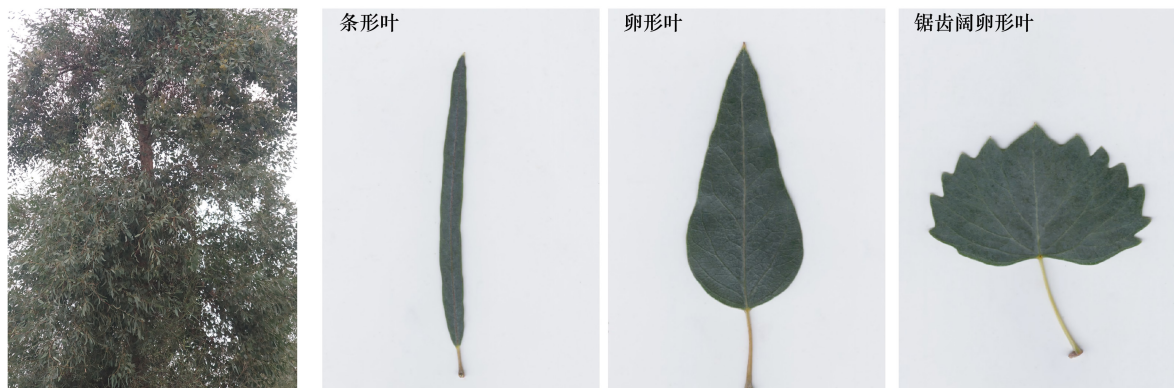


图 1 胡杨 3 种典型异形叶形态特征

Fig.1 The characteristics of three typical heteromorphic leaves of *P. euphratica*

用湿润的纱布包好装入自封袋,另一部分制作气孔临时装片及 FAA 固定叶片,置于冷藏箱中带回实验室,用于测定叶脉、气孔性状与叶解剖结构。

1.3 叶片水势、水力导度测定

野外采用 PSYPRO 露点水势仪(Wescor, USA)测定叶片水势(Ψ_{leaf}),将叶片中部置于 PSYPRO 露点水势仪叶室(L-51A)中,拧紧 L-51A 探测头并用密封条将叶室周围空隙密封,平衡 30 min 后进行测定^[22]。采用 EFM 法^[23]测定叶片水力导度(K_{leaf}): $K_{\text{leaf}} = E/\Delta\Psi_{\text{leaf}}$,水力导度为叶片稳定状态的蒸腾速率($E, \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)与水势驱动力($\Delta\Psi_{\text{leaf}}, \text{MPa}$)的比值。

1.4 叶脉性状测定

将采集的叶片用 5% 氢氧化钠溶液浸泡 5—7 d(浸泡液每天更换),叶片逐渐清晰直至透明后,用 0.5% 甲苯胺蓝溶液或番红溶液浸泡 1 min,去离子水冲洗。使用 Phenix 光学显微镜(BMC530, 中国)及其配备的摄像装置进行观察和拍照,叶片沿中脉均分成三部分,每个叶片上、中、下部位各随机选取 2 个视野,ImageJ 软件测量统计各级叶脉长度、中脉直径(MVD)等指标,计算叶脉密度(VLA)、叶脉体积(VV)及叶脉闭合度(LV)等。

1.5 气孔特征测定

使用无色透明指甲油印迹法制作叶片气孔临时装片,将无色透明指甲油涂于叶片上表皮和下表皮,待其干透后撕下,置于载玻片上制成临时装片。在实验室内使用 Phenix 光学显微镜及其配备的摄像装置对气孔临时装片进行观察和拍照,分别在 10 倍和 40 倍物镜下观察气孔数目和气孔形态,每张装片在 10 倍镜和 40 倍镜下分别随机选取 5 个视野进行拍照,ImageJ 软件计数 10 倍镜视野中的气孔数目,测量 40 倍镜视野中的气孔长度和气孔宽度等指标,计算气孔密度(SD)及气孔大小(SA)等。

1.6 叶片解剖结构测定

将采集的叶片从最宽处过主脉横切取材,放置于 FAA 固定液中保存 24 h 以上。采用石蜡切片法制作叶片解剖结构石蜡切片,在 Phenix 光学显微镜下观察每张切片并拍照。通过 ImageJ 软件测量叶片厚度(LT)、角质层厚度(CT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、主脉维管束面积(MVBA)、主脉木质部面积(MXA)、导管面积(VA)及导管数目等指标,每个指标随机测量 10—20 次,计算栅海比(PT/ST)、主脉木质部与维管束面积比(VBX/XA)及导管密度(VD)等。

1.7 数据处理

使用 Microsoft excel 2019 对原始数据进行整理,对不同 GWD 同种叶形、同一 GWD 不同叶形的胡杨叶片水力性状差异进行单因素方差分析(One-way ANOVA)与 Duncan 多重比较。利用 Pearson 相关性及其主成分分析(PCA)分析 3 种异形叶水力性状之间的关系及其沿 GWD 梯度的协变关系。数据分析在 SPSS 26 及 R 4.2.3 中完成,Origin 2021 及 R 4.2.3 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 胡杨异形叶水势、水力导度沿地下水埋深梯度的变化规律

由图 2 可知,随 GWD 增加,胡杨异形叶水势(Ψ_{leaf})呈先上升后下降的趋势,在 GWD 2.3—2.7 m 时达最高值;水力导度(K_{leaf})总体呈先增加后降低的趋势,同样在 GWD 2.3—2.7 m 时达最大值。说明胡杨异形叶在 GWD 2.3—2.7 m 时受干旱胁迫的程度最低,导水能力最好。GWD 7.5—8.0 m 时 3 种异形叶 Ψ_{leaf} 最低,条形、卵形、锯齿阔卵形叶与 GWD 2.3—2.7 m 时同种叶形相比,分别下降了 1.93、2.16、2.03 倍。方差分析表明,胡杨 3 种异形叶 Ψ_{leaf} 在 GWD 2.3—2.7 m 与 GWD 7.5—8.0 m 间差异显著($P<0.05$), K_{leaf} 在 GWD 2.3—2.7 m 与其它 GWD 生境间差异显著($P<0.05$);同一 GWD 生境,GWD ≥ 4.0 m 时条形叶 Ψ_{leaf} 、 K_{leaf} 与其他 2 种叶形差异显著($P<0.05$)。

2.2 胡杨异形叶叶脉性状沿地下水埋深梯度的变化规律

由图 3 可知,随 GWD 增加,胡杨异形叶叶脉密度(VLA)、次脉密度(VLA_{minor})及叶脉闭合度(LV)呈增加

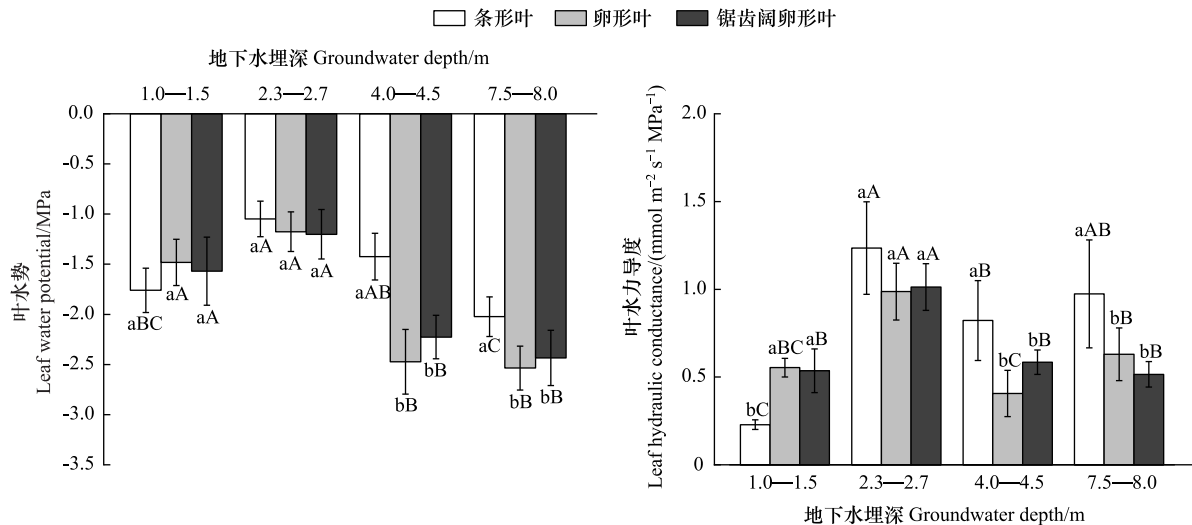


图2 胡杨异形叶水势、水力导度沿地下水埋深梯度变化规律

Fig.2 Changes in water potential and hydraulic conductivity of heteromorphic leaves of *P. euphratica* along GWD gradients

不同小写字母表示3种异形叶间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同GWD间差异显著 ($P < 0.05$)

趋势, 中脉直径 (MVD)、叶脉体积 (VV) 整体呈先增加后减小趋势, 锯齿阔卵形叶主脉密度 (VLA_{major}) 呈增加趋势, 卵形叶先增加后减小。在 GWD 7.5—8.0 m 生境 3 种异形叶 VLA 、 VLA_{minor} 均为最大值, 条形、卵形、锯齿阔卵形叶 VLA_{minor} 与 GWD 1.0—1.5 m 生境同种叶形相比, 分别增加了 68.97%、62.88%、78.48%。方差分析表明, 不同 GWD 生境胡杨 3 种异形叶各叶脉性状差异显著 ($P < 0.05$), 同一 GWD 生境, 除 GWD 4.0—4.5 m 时异形叶 VLA 无显著差异 ($P > 0.05$) 外, 其它叶脉性状在异形叶间差异均显著 ($P < 0.05$)。

2.3 胡杨异形叶气孔特征沿地下水埋深梯度的变化规律

由图 4 可知, 随 GWD 增加, 胡杨异形叶气孔密度 (SD)、下表皮气孔密度 (SD_{aba}) 呈先增加后减小趋势, 上表皮气孔密度 (SD_{ada}) 在 GWD 4.0—4.5 m 时最大; 而气孔大小 (SA 、 SA_{aba} 、 SA_{ada}) 呈先减小后增加趋势。3 种异形叶 SA 、 SA_{aba} 、 SA_{ada} 均在 GWD 1.0—1.5 m 生境达到最大值, 且表现为条形叶 > 卵形叶 > 锯齿阔卵形叶。3 种异形叶上、下表皮气孔性状差异与整体一致。方差分析表明, 除锯齿阔卵形叶 SA 和 SA_{aba} 在不同 GWD 生境无显著差异 ($P > 0.05$) 外, 其它气孔性状均差异显著 ($P < 0.05$)。同一 GWD 生境, SD 、 SD_{aba} 及 SD_{ada} 在异形叶间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 胡杨异形叶解剖结构沿地下水埋深梯度的变化规律

由图 5 可知, 随 GWD 增加, 胡杨异形叶叶厚度 (LT) 和栅海比 (PT/ST) 整体呈升高趋势, 条形叶、卵形叶角质层厚度 (CT) 先减小后增加; 3 种异形叶主脉木质部与维管束面积比 (VBA/XA) 和导管密度 (VD) 在不同 GWD 间同步变化, 且导管面积 (VA) 在 GWD 7.5—8.0 m 时达最小值。3 种异形叶 LT 均在 GWD 7.5—8.0 m 生境达到最大值, 且与其它 GWD 生境差异显著 ($P < 0.05$)。除 GWD 1.0—1.5 m 外, 其余生境条形叶 CT 与其它 2 种叶形差异显著 ($P < 0.05$)。3 种异形叶 PT/ST 在 GWD 7.5—8.0 m 生境显著高于其它 GWD 生境, VBA/XA 在 GWD 4.0—4.5 m 生境最高, 除 GWD 7.5—8.0 m 外异形叶间 VBA/XA 均呈显著差异性 ($P < 0.05$)。锯齿阔卵形叶 VA 在不同 GWD 生境中无显著差异 ($P > 0.05$)。3 种异形叶 VD 均在 GWD 7.5—8.0 m 生境达最大值, 且在不同 GWD 生境差异显著 ($P < 0.05$)。

2.5 胡杨异形叶水力性状与地下水埋深的相关性

表 2 可见, 条形叶 K_{leaf} 、 VLA 、 VLA_{major} 、 VLA_{minor} 、 LV 、 VD 与 GWD 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), Ψ_{leaf} 、MVD、 SA 、 LT 、PT/ST、 VA 与 GWD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), CT 与 GWD 显著负相关 ($P < 0.05$)。卵形叶 VLA 、 VLA_{minor} 、 LV 、 VD 与 GWD 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), VBA/XA 与 GWD 显著正相关 ($P < 0.05$), Ψ_{leaf} 、MVD、 SA 、 LT 、

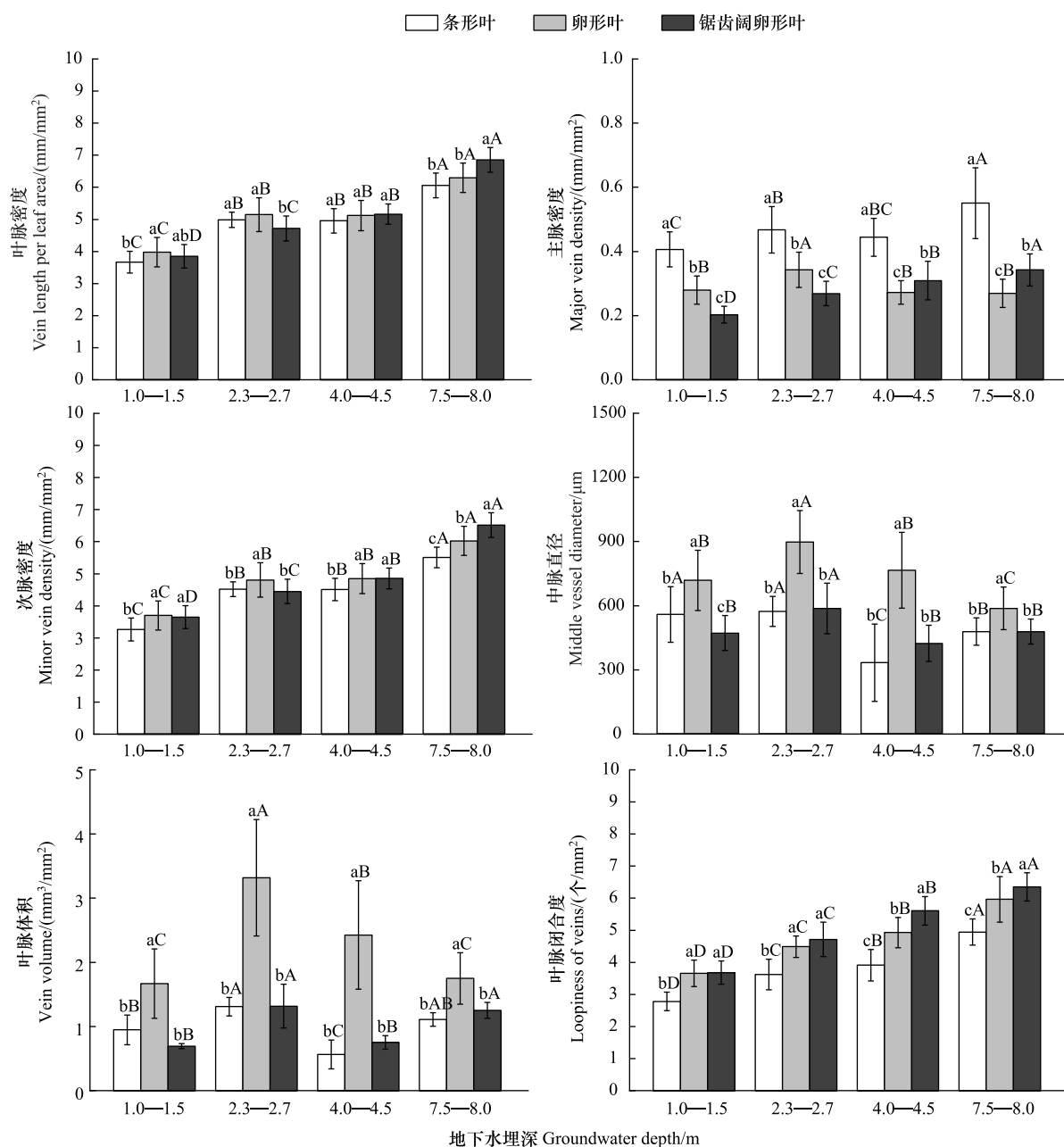


图3 胡杨异形叶叶脉性状沿地下水埋深梯度变化规律

Fig.3 Changes in vein traits of heteromorphic leaves of *P. euphratica* along GWD gradients

PT/ST、VA 与 GWD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。锯齿阔卵形叶 VLA 、 VLA_{major} 、 VLA_{minor} 、 LV 与 GWD 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)， VV 与 GWD 显著正相关 ($P < 0.05$)， Ψ_{leaf} 、 LT 、PT/ST 与 GWD 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)， K_{leaf} 与 GWD 显著负相关 ($P < 0.05$)。

此外,图6显示胡杨3种异形叶 VLA_{minor} 与 SD 均呈负相关关系,其中锯齿阔卵形叶 VLA_{minor} 与 SD 的关系相较于其它叶形更为紧密 ($P = 0.06$)。而3种异形叶 VLA_{minor} 与 SA 的关系存在差异,条形叶、卵形叶 VLA_{minor} 与 SA 呈负相关 ($P < 0.05$ 、 $P < 0.001$)，锯齿阔卵形叶 VLA_{minor} 与 SA 呈正相关 ($P > 0.05$)。

2.6 胡杨异形叶水力性状的主成分分析

主成分分析 (PCA, 图7) 表明,条形叶前两个特征根累计贡献率为 47.5%, PC1 从左至右 GWD 逐渐增加,在浅 GWD 生境,结构性状 PT/ST、SA、LT、CT 耦合协同发挥作用,但与 K_{leaf} 呈负相关;至深 GWD 生境,叶脉性

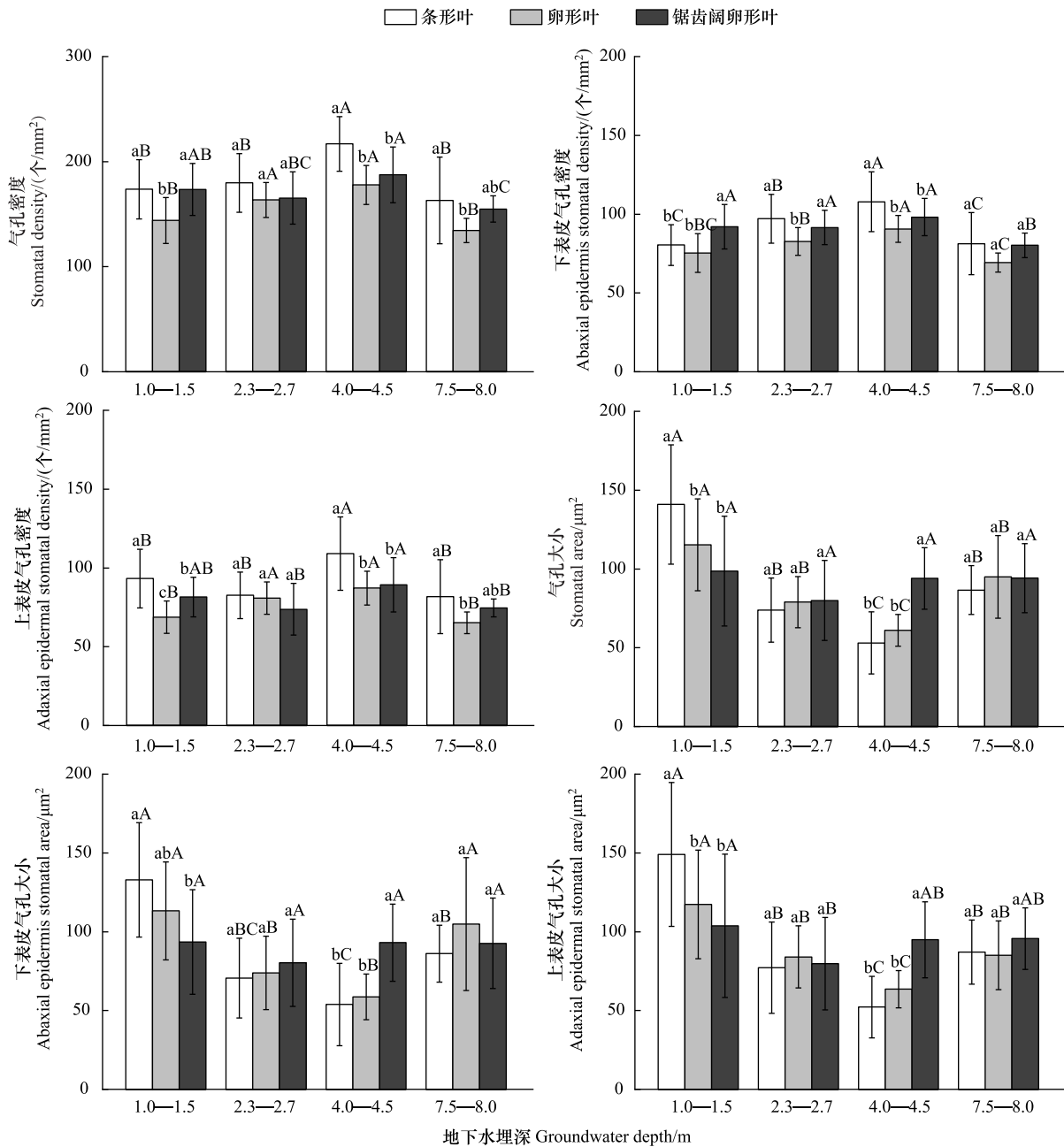


图4 胡杨异形叶气孔性状沿地下水埋深梯度变化规律

Fig.4 Changes in stomatal traits of heteromorphic leaves of *P. euphratica* along GWD gradients

状(VLA 、 $VLA_{\text{minor/major}}$ 、 LV 、 VD)与 K_{leaf} 呈正相关,叶脉在水分传输与抗旱中起着主导作用,表明随GWD增加条形叶由结构性状协同转变为水力性状协同适应;第Ⅱ主成分中MVD、VV有较大的正载荷, SD 有最大的负载荷。卵形叶前两个主成分分别占总性状方差的30.7%和16.7%,累计贡献率为47.4%,PC1从右至左GWD逐渐增加,在浅GWD生境, LT 、 PT/ST 有较大的正载荷, LT 、 PT/ST 、 SA 与 Ψ_{leaf} 、 K_{leaf} 高度正相关,协同调控水势与水力导度;至深GWD生境,叶脉性状(VLA 、 VLA_{minor} 、 LV 、 VD)载荷较高且耦合; SA 、 SD 在PC2上分别具最大的正、负载荷。锯齿阔卵形叶前两个特征根累计贡献率为46.9%,第Ⅰ主成分贡献率为30.7%,第Ⅱ主成分贡献率为16.2%,PC1从左至右GWD逐渐增加,在浅GWD生境, PT/ST 、 LT 载荷较高且与 Ψ_{leaf} 正相关;至深GWD生境,叶脉密度(VLA 、 $VLA_{\text{minor/major}}$)、 LV 载荷较高且正相关;PC2中VV、MVD载荷较大且与 K_{leaf} 正相关。

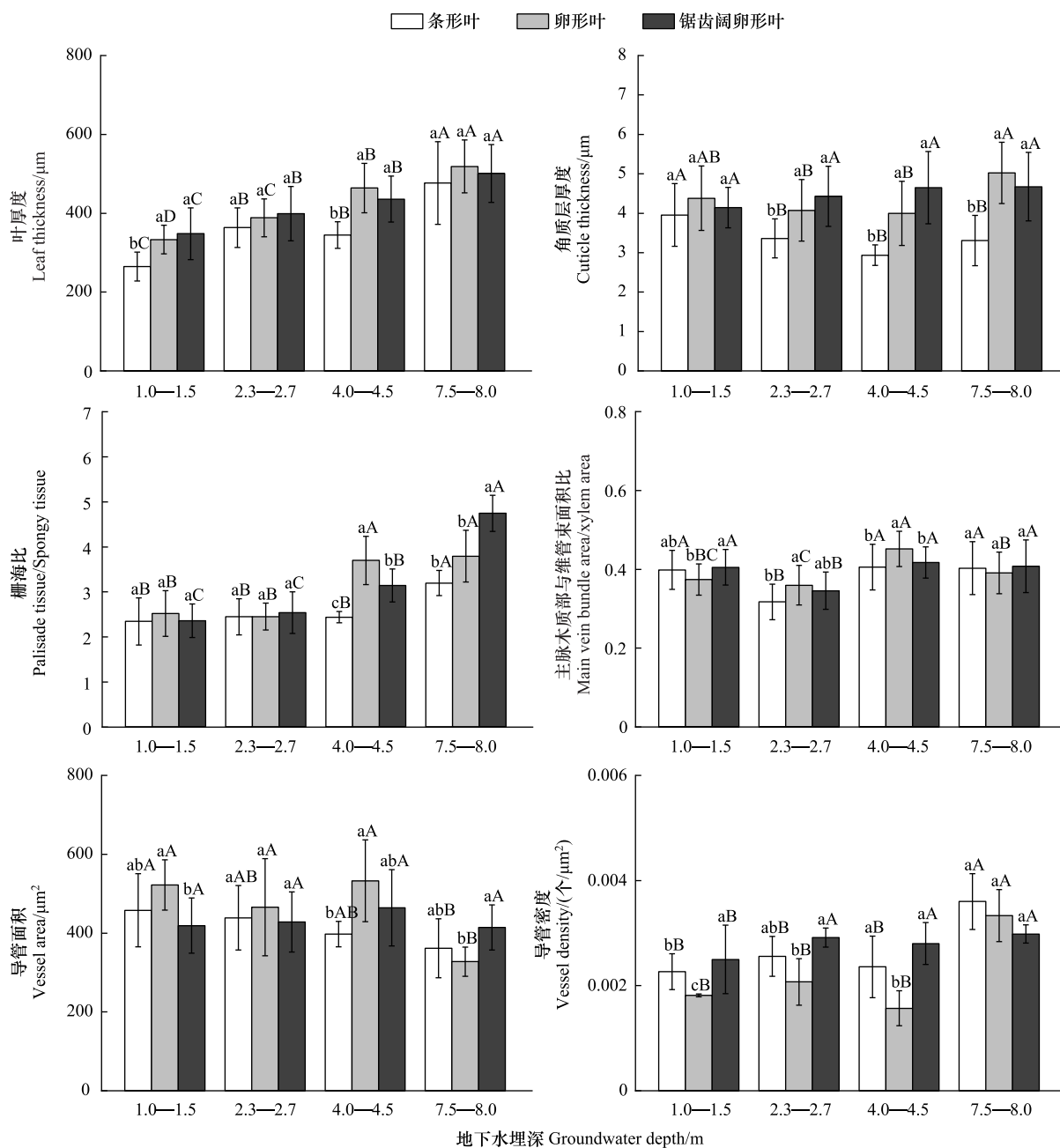


图5 胡杨异形叶解剖结构沿地下水埋深梯度变化规律

Fig.5 Changes in anatomical structure of heteromorphic leaves of *P. euphratica* along GWD gradients

整体上随 GWD 增加,胡杨异形叶由结构性状 (PT/ST、LT) 与气孔 (SA) 耦合协调适应转变为由叶脉性状 (VLA、LV) 与导管直径/密度耦合适应为主,表明干旱逆境下结构性状的调节作用非常有限,随干旱加剧叶脉密度与闭合度增大,即优化水分传输系统、缩短叶肉水力路径长度在抗旱适应方面发挥了主要作用。但异形叶在 GWD 逐渐增加过程中的调控适应性状组合存在差异。

3 讨论

3.1 胡杨异形叶水力性状对地下水埋深梯度的响应

极端干旱荒漠区降水稀少,GWD 是决定植物生长发育、生存的关键因素。叶片水势反映其所受干旱胁迫

表 2 胡杨异形叶水力性状与地下水埋深的相关关系矩阵

指标 Index	条形叶 Lanceolate leaf		卵形叶 Oval leaf		锯齿阔卵形叶 Serrated broad-oval leaf	
	Pearson 相关性	Sig. (双尾)	Pearson 相关性	Sig. (双尾)	Pearson 相关性	Sig. (双尾)
Ψ_{leaf}	-0.365 **	0.001	-0.758 **	0.000	-0.785 **	0.000
K_{leaf}	0.481 **	0.000	-0.162	0.152	-0.243 *	0.030
VLA	0.878 **	0.000	0.820 **	0.000	0.919 **	0.000
VLA _{major}	0.498 **	0.000	-0.210	0.061	0.751 **	0.000
VLA _{minor}	0.880 **	0.000	0.830 **	0.000	0.912 **	0.000
MVD	-0.355 **	0.001	-0.329 **	0.003	-0.152	0.179
VV	-0.056	0.621	-0.066	0.559	0.271 *	0.015
LV	0.865 **	0.000	0.853 **	0.000	0.914 **	0.000
SD	0.015	0.892	-0.065	0.568	-0.140	0.214
SA	-0.507 **	0.000	-0.295 **	0.008	0.015	0.893
LT	-0.480 **	0.000	-0.657 **	0.000	-0.514 **	0.000
CT	-0.286 *	0.010	0.170	0.132	0.175	0.120
PT/ST	-0.477 **	0.000	-0.601 **	0.000	-0.688 **	0.000
VBA/XA	0.174	0.124	0.277 *	0.013	0.158	0.163
VA	-0.295 **	0.008	-0.371 **	0.001	0.020	0.860
VD	0.417 **	0.000	0.441 **	0.000	-0.043	0.702

* 表示相关性显著 ($P<0.05$); ** 表示相关性极显著 ($P<0.01$); Ψ_{leaf} : 叶片水势 Leaf water potential; K_{leaf} : 叶片水力导度 Leaf hydraulic conductance; VLA: 叶脉密度 Vein length per leaf area; VLA_{major}: 主脉密度 Major vein density; VLA_{minor}: 次脉密度 Minor vein density; MVD: 中脉直径 Middle vessel diameter; VV: 叶脉体积 Vein volume; LV: 叶脉闭合度 Loopiness of veins; SD: 气孔密度 Stomatal density; SA: 气孔大小 Stomatal area; LT: 叶片厚度 Leaf thickness; CT: 角质层厚度 Cuticle thickness; PT/ST: 栅海比 Palisade tissue/Spongy tissue; VBA/XA: 主脉木质部与维管束面积比 Main vein bundle area/xylem area; VA: 导管面积 Vessel area; VD: 导管密度 Vessel density

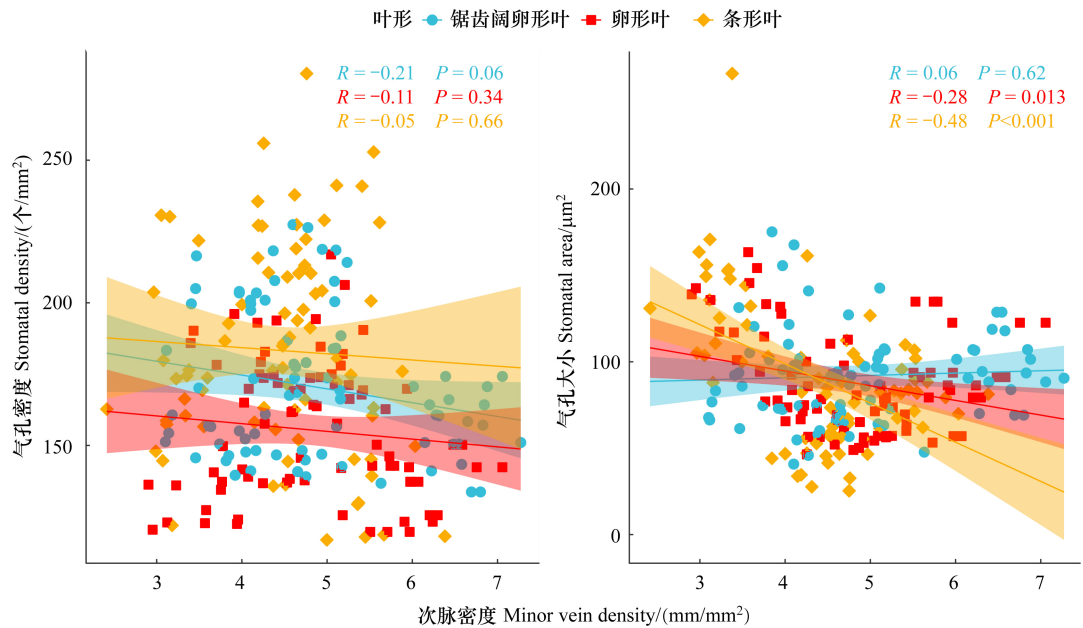


图 6 胡杨异形叶次脉密度与气孔密度、大小的相关关系

Fig.6 Correlation between minor vein density and stomatal density, area of heteromorphic leaves of *P. euphratica*

的程度^[24],叶片水力导度反映植物输水和蒸腾气孔维持开放的能力^[9]。本研究表明,随 GWD 增加胡杨异形叶 Ψ_{leaf} 、 K_{leaf} 有下降趋势,其中卵形叶与锯齿阔卵形叶 Ψ_{leaf} 降幅显著高于条形叶;同一 GWD 生境, K_{leaf} 在异形

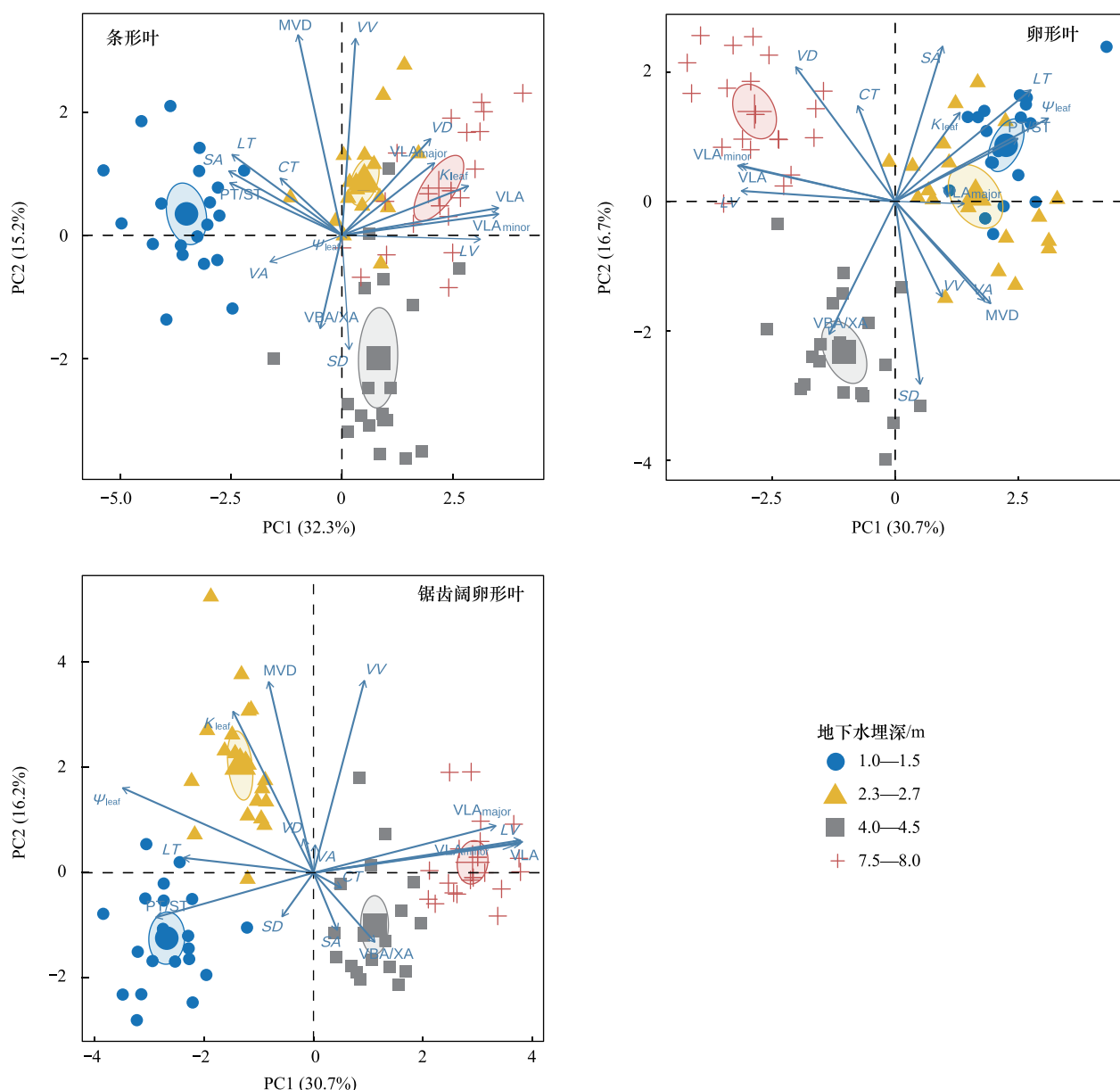


图7 胡杨条形叶、卵形叶、锯齿阔卵形叶水力性状的主成分分析

Fig.7 Principal component analysis of hydraulic traits of lanceolate leaves, oval leaves and serrated broad-oval leaves of *P. euphratica*

叶间差异显著。说明随 GWD 增加,胡杨异形叶所受干旱胁迫的程度加剧,而随条形、卵形、锯齿阔卵形叶树冠生长位置的升高,水力限制作用进一步增强,导致水分运输距离逐渐增大^[20], K_{leaf} 显著下降,3 种异形叶水力性状发生不同程度变化,而通过降低 Ψ_{leaf} 来增大土壤与植物之间的水势差,能够增强蒸腾拉力以便从干旱土壤中获得所需水分,从而保证水分的正常运输,以维持自身生命活动^[25]。

叶脉作为植物叶片关键的水力性状之一,承担着重要的水分输导及机械支撑作用^[26],影响叶片水导能力和光合速率^[27],反映植物对外界环境的适应和响应方式。叶脉密度反映了水分在叶片中运输的效率和安全性^[5]。研究表明,随 GWD 增加,胡杨异形叶叶脉密度 (VLA 、 VLA_{minor}) 显著升高, VV 变异趋势与 MVD 一致。结合上述 Ψ_{leaf} 、 K_{leaf} 随 GWD 增加的变化规律,说明胡杨异形叶 MVD 减小虽然能够降低木质部导管发生栓塞的比例,保证水分运输的连贯性,但会显著降低其水分运输效率,而 VLA 增加能够增加水分运输的路径,从而绕开发生栓塞的导管,同时缩短水分在叶肉组织中的扩散距离、增加与叶肉细胞水分交换的接触面积,补偿和

平衡叶片的水分输送效率^[5],增强水分运输的有效性,缓解 K_{leaf} 下降,这与 Givnish^[28] 研究结果一致。 LV 呈升高趋势且与 VLA_{minor} 协同变异, VLA_{minor} 增加导致水分运输通路增多,闭合环状区域面积减小,水分可以选择最短路径到达特定的叶肉位置,增强水分运输效率与安全的同时提高防御虫害的能力^[29]。在 3 种异形叶中,条形叶 VLA_{major} 显著高于其它两种叶形,为水分运输提供了高流量通路,使其物质运输能力更强;但条形叶 VLA_{minor} 低于其他 2 种叶形,随着干旱加剧其水分运输功能会受到限制^[9,30],导致其抗旱能力相对较弱。卵形叶 MVD 、 VD 最高,且变化幅度远大于条形叶和锯齿阔卵形叶,作为胡杨生长发育进程中的过渡叶形,其通过增大物质运输的流量来更好的适应干旱胁迫环境。锯齿阔卵形叶 VLA_{minor} 、 LV 最大,相较于其它 2 种叶形叶脉末端与蒸腾位点之间的距离小,闭合环状区域数目多,增加了其水流途径及与周围叶肉细胞水分交换的面积,缩短了水分在叶肉中的运输距离^[31],叶脉系统水分运输能力强,抗旱能力优于其他 2 种叶形;当干旱引发部分叶脉系统受损时,较高的叶脉密度可以保证水分通过其他途径到达蒸腾部位,反映出其水分运输效率与安全性更高。

植物气孔是调节体内水分并与外界环境进行气体交换的重要通道,直接影响植物碳固定、水分利用效率和抗旱性^[32]。研究表明,3 种异形叶在 GWD 4.0—4.5 m 生境 SD 最大、 SA 最小,说明在中等干旱胁迫程度下,胡杨异形叶通过气孔密度与气孔大小的权衡进行水碳平衡调控,使叶片在不损失过多水分的同时也能维持一定的光合能力^[33]。但在 GWD 7.5—8.0 m 生境 SD 减小、 SA 则增大且与浅水生境 (GWD 1.0—1.5 m) 无显著差异 ($P>0.05$),可能原因是:一方面随干旱胁迫加剧,叶厚、角质层增厚与叶面积减小的同时保卫细胞的产生也减少,因而 SD 降低,且较低的 SD 可以减少植物的蒸腾水分损失,同时提高其水分利用效率, SA 增加则弥补了 SD 降低导致的光合速率下降^[34];另一方面叶脉密度增大需要更多的碳投资,而叶水力性状位于海绵叶肉组织^[35],因此增大 SA 有助于 CO_2 经海绵组织扩散到栅栏组织进行光合作用、产生碳水化合物用于叶脉构建。由此看出,小而多的气孔在环境不利时能够通过迅速关闭气孔来降低气孔导度,在保持适度蒸腾作用、减少不必要的水分丢失的同时,又能保障 CO_2 的供给;但随干旱胁迫的加剧,气孔密度降低、气孔大小增大可以减弱叶片蒸腾作用,提高水分利用效率,进而提高抗旱能力。异形叶通过叶脉密度与气孔密度、大小的权衡,维持碳水平衡。

植物可以根据生长环境的不同,通过调节自身的生理特性和结构来更好地适应生境条件。本研究表明,胡杨 3 种异形叶 VBA/XA 在 GWD 4.0—4.5 m 时最高,主脉木质部面积占比增加;在 GWD 7.5—8.0 m 时 VA 最低、 VD 最高,叶片输导组织发达,提高水分运输能力的同时增强抵御风沙的能力。同一 GWD 生境,条形叶 LT 、 CT 显著低于其它 2 种叶形,适应荒漠区低水高温强光环境的能力较差。锯齿阔卵形叶 PT/ST 在 GWD 7.5—8.0 m 时达到最高值,栅栏组织发达,叶片结构更紧密,能够抵御强光并降低蒸腾水分耗散,相较于其它 2 种叶形有更高的光能及水分利用效率,适应高温干旱胁迫环境的能力更强。

3.2 胡杨异形叶水力性状沿地下水埋深梯度的协变关系

作为生长在干旱荒漠地区的关键树种,胡杨通过其独特的异形叶形态结构和生理特性长期适应极端干旱的生长环境^[36]。但单一性状的改变并不足以抵抗干旱等逆境带来的不利影响,利用性状间的协同变异与权衡关系,才能使植物更加灵活地应对干旱胁迫^[37]。胡杨在适应干旱逆境的过程中,逐渐形成一套水力结构与解剖结构相互调节的机制,是其能够忍耐干旱胁迫的重要基础。本研究表明,异形叶 VLA 、 VLA_{major} 、 VLA_{minor} 、 LV 、 VD 与 GWD 极显著正相关, Ψ_{leaf} 、 LT 、 PT/ST 与 GWD 极显著负相关,说明胡杨异形叶水力与结构性状之间能够相互协同和权衡来抵御干旱逆境,但性状间的组合方式不同,3 种异形叶具有不同的抗旱适应对策。条形叶绝大多数水力性状与 GWD 均存在显著相关关系, MVD 减小而 VLA_{major} 增加,从而增强 K_{leaf} ,维持水分运输效率, SA 随 VLA_{minor} 的增加而减小,有效调控水分供应与蒸腾消耗。卵形叶通过 VD 与 SA 的权衡,同时提高 VLA 来保证水分供应,减少水分散失,维持生理活动的正常进行。锯齿阔卵形叶增大叶脉密度 (VLA 、 VLA_{minor}) 及 LV ,增强了水分运输的安全性和有效性,同时通过 VLA_{minor} 与 SD 权衡,为光合和蒸腾提供了稳定的水分来源并维持叶片的水碳平衡,但其较低的 K_{leaf} 说明 K_{leaf} 可能受到水分亏缺导致的木质部栓塞增加或木

质部以外水力导度的影响^[38]。

3.3 胡杨异形叶对干旱胁迫的适应策略

极端干旱气候条件下,胡杨异形叶因立地条件土壤水分有效性变化而调整自身适应策略。在浅 GWD 生境,通过形态结构(LT 、 PT/ST 、 CT)与气孔性状(SA 、 SD)的耦合来提高叶片的资源获取与光合效率;随干旱加剧,以优化叶脉性状(叶脉密度、叶脉闭合度、导管)来增强叶肉内的水分传输效率与安全性,提高其水分利用率与抗旱性,表明叶脉性状在异形叶适应干旱荒漠环境中起主导作用,而叶脉与气孔性状的权衡在维持水碳平衡过程中发挥重要作用。但 3 种异形叶应对干旱胁迫的策略存在差异(图 7)。条形叶主要通过增加 VLA_{major} 和 VD 来提高叶片内的水分供应通量,维持较高的 K_{leaf} 从而保证叶片正常的生理功能,这与其位于树冠下部光强相对较弱及水力限制作用小(水力路径短)有关。卵形叶主要通过增加 VLA_{minor} 、 LV 和减小 MVD 、 VV 共同保证叶片水分运输的有效性和安全性,高 PT/ST 与厚 LT 、 CT 限制叶片水分散失,气孔与叶脉性状的权衡维持了叶片水碳平衡,从而提高水分利用效率与光合效率^[33]。锯齿阔卵形叶与卵形叶具有相似的适应方式,但其具有更高叶脉密度(VLA 、 $VLA_{minor/major}$)及 LV ,水力系统的水分供应能力与安全性高于其他 2 种叶形,旱生结构更发达,对日益干旱荒漠环境适应性更强。

相比其他 2 种叶形,条形叶水力性状与 GWD 之间的联系更加密切,更易受到干旱胁迫的影响。由于条形叶应对干旱胁迫的调整方式相对简单(VLA_{major})、抗旱性差,因而随 GWD 增加,树冠下部的条形叶将逐渐消失。锯齿阔卵形叶作为胡杨树冠上分布最多的一种叶形,生长在树冠上层,长期受强光辐射和水分亏缺的胁迫,在应对干旱逆境时,通过优化叶脉性状和发展旱生结构来减轻干旱胁迫的伤害,抗旱能力更强。综上所述,GWD 是影响胡杨异形叶水力性状的关键因子,胡杨异形叶通过叶脉、气孔及解剖结构等性状的变化以及性状间协同/权衡的生态对策来适应极端干旱的荒漠环境,从而在长期适应进化过程中得以生存和发展。

4 结论

水力限制是造成胡杨异形叶水力性状差异的主要原因,胡杨异形叶通过叶脉、气孔、解剖结构的适应性调整及性状间的协同/权衡策略,增强了叶片水分运输能力并维持干旱逆境下的碳水代谢平衡,保障了胡杨在极端干旱荒漠环境下长期得以生存。

随地下水埋深的增加及树体生长位置的升高,从土壤至胡杨枝叶的水分运输距离增加,水分向上运输阻力与水力限制增强,胡杨 3 种异形叶因水力性状响应干旱胁迫的能力不同而分布在树冠不同位置,适应干旱逆境的策略存在明显差异。条形叶主要通过增加主脉密度和导管密度来适应干旱环境,以维持生长为主;卵形叶与锯齿阔卵形叶则通过增加叶脉密度、叶脉闭合度及叶脉与气孔密度权衡来共同保证叶内水分运输效率和安全,补偿并维持叶片水碳平衡,其中锯齿阔卵形叶优化叶脉功能的能力更强,抗旱性高于其它 2 种叶形。因此,抗旱能力弱的条形叶分布在树冠下层,并随地下水埋深的增加逐渐减少甚至消失,而抗旱能力强的锯齿阔卵形叶分布在树冠上层,并占据树冠大部分的空间。

参考文献(References):

- [1] Liu H, Ye Q, Simpson K J, Cui E Q, Xia J Y. Can evolutionary history predict plant plastic responses to climate change? *New Phytologist*, 2022, 235(3): 1260-1271.
- [2] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [3] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33-41.
- [4] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 2013, 198(4): 983-1000.
- [5] Wang X C, Chen S, Yang X, Zhu R, Liu M, Wang R L, He N P. Adaptation mechanisms of leaf vein traits to drought in grassland plants. *Science of The Total Environment*, 2024, 917: 170224.

- [6] 倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁, 刘兴诏, 闫淑君. 热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系. 生态学报, 2023, 43(13): 5336-5346.
- [7] Brodribb T J, Jordan G J. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. New Phytologist, 2011, 192(2): 437-448.
- [8] Carins Murphy M R, Jordan G J, Brodribb T J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(1): 124-131.
- [9] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. Plant Physiology, 2011, 156(2): 832-843.
- [10] 陈图强, 徐贵青, 刘深思, 米晓军, 李彦. 干旱胁迫下新疆杨树冠不同高度叶片水分状况与非结构性碳动态. 西北植物学报, 2022, 42(3): 462-472.
- [11] Wang C P, Liu S, Dong Y, Zhao Y, Geng A K, Xia X L, Yin W L. PdEPF1 regulates water-use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density in poplar. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(3): 849-860.
- [12] 庞杰, 张凤兰, 郝丽珍, 杨忠仁, 赵鹏. 沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应. 生态环境学报, 2013, 22(4): 575-581.
- [13] Uhl D, Mosbrugger V. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1999, 149(1/2/3/4): 15-26.
- [14] Ye M, Wu M, Zhang H, Zhang Z L, Zhang Z J. High leaf vein density promotes leaf gas exchange by enhancing leaf hydraulic conductance in *Oryza sativa* L. plants. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 693815.
- [15] Dengler N, Kang J L. Vascular patterning and leaf shape. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(1): 50-56.
- [16] Zhu G F, Li X, Su Y H, Lu L, Huang C L. Seasonal fluctuations and temperature dependence in photosynthetic parameters and stomatal conductance at the leaf scale of *Populus euphratica* Oliv. Tree Physiology, 2011, 31(2): 178-195.
- [17] 朱成刚, 李卫红, 马晓东, 马建新, 陈亚鹏. 塔里木河下游干旱胁迫下的胡杨叶绿素荧光特性研究. 中国沙漠, 2011, 31(4): 927-936.
- [18] Yordanov I, Velikova V, Tsonev T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. Photosynthetica, 2000, 38(2): 171-186.
- [19] 韩路, 王海珍, 牛建龙, 王家强, 柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应. 生态学报, 2017, 37(20): 6836-6846.
- [20] Yang X D, Anwar E, Xu Y L, Zhou J, Sha L B, Gong X W, Ali A, Gao Y C, Liu Y J, Ge P. Hydraulic constraints determine the distribution of heteromorphic leaves along plant vertical height. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 941764.
- [21] 王雨晴, 周守航, 马富龙, 王海珍, 韩路. 胡杨异形叶渗透调节物质及抗氧化酶活性对地下水埋深梯度的响应. 植物科学学报, 2024, 42(2): 221-231.
- [22] 柏新富, 卜庆梅, 谭永芹, 朱建军. 植物4种水势测定方法的比较及可靠性分析. 林业科学, 2012, 48(12): 128-133.
- [23] Scoffoni C, McKown A D, Rawls M, Sack L. Dynamics of leaf hydraulic conductance with water status: quantification and analysis of species differences under steady state. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(2): 643-658.
- [24] Villagra M, Campanello P I, Bucci S J, Goldstein G. Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. Tree Physiology, 2013, 33(12): 1308-1318.
- [25] Meixner M, Foerst P, Windt C W. Reduced spatial resolution MRI suffices to image and quantify drought induced embolism formation in trees. Plant Methods, 2021, 17(1): 38.
- [26] 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义. 植物生态学报, 2013, 37(7): 691-698.
- [27] Sack L, Scoffoni C, McKown A D, Frole K, Rawls M, Havran J C, Tran H, Tran T. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. Nature Communications, 2012, 3: 837.
- [28] Givnish T J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. New Phytologist, 1987, 106(s1): 131-160.
- [29] Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. Annals of Botany, 2001, 87(5): 553-566.
- [30] Sack L, Dietrich E M, Streeter C M, Sánchez-Gómez D, Holbrook N M. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(5): 1567-1572.
- [31] Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. Ecology, 2006, 87(2): 483-491.
- [32] Liu C C, Sack L, Li Y, Zhang J H, Yu K L, Zhang Q Y, He N P, Yu G R. Relationships of stomatal morphology to the environment across plant communities. Nature Communications, 2023, 14: 6629.
- [33] Yin Q L, Wang L, Lei M L, Dang H, Quan J X, Tian T T, Chai Y F, Yue M. The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability. Science of The Total Environment, 2018, 621: 245-252.
- [34] 王青, 刘聪聪, 何念鹏, 侯继华. 内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制. 生态学报, 2023, 43(9): 3766-3777.
- [35] Li L, McCormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. Ecology Letters, 2015, 18(9): 899-906.
- [36] 李萍萍, 曾明, 李文海, 赵媛媛, 郑彩霞. 胡杨异形叶抗氧化能力的比较. 北京林业大学学报, 2019, 41(8): 76-83.
- [37] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1021-1035.
- [38] 徐慧敏, 邵景侠, 李秧秧. 小麦旗叶叶脉特征对水氮供应的响应及其与叶水力生理功能的关系. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(9): 1636-1646.