

## 沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应

庞杰, 张凤兰, 郝丽珍\*, 杨忠仁, 赵鹏

内蒙古农业大学农学院//内蒙古自治区野生特有蔬菜种质资源与种质创新重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010019

**摘要:** 为了了解干旱胁迫对植物光合作用和叶片结构的影响, 明确植物光合作用和结构对干旱胁迫的响应, 本研究以沙生植物、中国特有种——沙芥为材料, 采用 Li-6400 光合仪和常规石蜡切片法, 研究了干旱胁迫下沙芥光合参数、叶片解剖结构的变化, 结合前期对沙芥叶片内活性氧物质含量变化的研究, 试图阐述沙芥叶片应对干旱胁迫的机制, 揭示沙生植物——沙芥在干旱环境中的生存策略, 为植物耐旱性提供理论依据。结果表明: 随着土壤含水量下降, 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度呈下降趋势; 海绵组织厚度呈先下降后上升的趋势; 胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )呈上升的趋势; 气孔限制值( $L_s$ )、水分利用率(WUE)、栅栏组织和栅栏组织/海绵组织和叶片组织结构紧密度(CTR)呈先上升后下降的趋势; 且在土壤含水量大于 39% WHC 时沙芥光合和结构受影响较小, 在土壤含水量低于 39% WHC 时, 沙芥光合作用受到抑制, 而叶片紧密度变大, 能够较好的抵御干旱环境。结果表明干旱胁迫下沙芥幼苗叶片光合作用的下降是非气孔因素造成的, 且其叶片结构的变化会影响光合作用, 光合作用通过产生活性氧对结构也有影响。说明沙芥能够很好的适应中度干旱以上的环境, 在重度干旱环境中沙芥通过调节叶片结构以适应环境, 这可能是沙芥能够在沙漠地区生存繁殖的原因之一。

**关键词:** 干旱胁迫; 叶片解剖结构; 光合作用

**中图分类号:** Q945.78

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1674-5906 (2013) 04-0575-07

**引用格式:** 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[J]. 生态环境学报, 2013, 22(4): 575-581.

PANG Jie, ZHANG Fenglan, HAO Lizhen, YANG Zhongren, ZHAO Peng. Effect of drought stress on anatomical structure and photosynthesis of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. leaves in seedling [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(4): 575-581.

干旱是农业生产中经常遭遇的逆境因子, 它引起的作物减产超过其他所有逆境因素的总和<sup>[1]</sup>。而且这种威胁的频率会随着环境的恶化而大大增加。大量研究表明, 干旱对植物体的影响主要是植物的生长发育<sup>[2-3]</sup>, 而在植物生长发育过程中叶片是对环境变化比较敏感和可塑性较大的器官<sup>[4]</sup>, 环境的改变势必会导致其形态结构的变化。而叶片结构的稳定则直接影响着植物生理生化功能发挥<sup>[5]</sup>。

此外, 干旱胁迫还能够影响植物光合作用<sup>[6]</sup>。对于植物叶片光合作用来说, 干旱会导致气孔关闭, 影响光合底物二氧化碳的吸收, 从而导致光合作用的减弱; 干旱胁迫还能够导致叶肉细胞损伤、降低光合酶的活性, 从而使植物的光合速率降低<sup>[7]</sup>。而光合作用是植物生长的基础, 是植物生产力构成的最主要因素<sup>[8]</sup>。因此, 干旱胁迫对植物叶片结构和光合能力的影响是研究植物抗旱的重要方面。特别是那些能够适应干旱环境的沙生植物, 研究其干

旱胁迫下叶片结构和光合作用间的关系, 对于了解沙生植物耐旱原因, 揭示植物抗旱性有重要的指导意义。

沙芥 *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. 为十字花科 Cruciferae 沙芥属 *Pugionium* Gaertn. 二年生草本植物, 是中国的特有种<sup>[9]</sup>。其生长于干旱、半干旱地区的固定和半固定沙丘上, 是一种典型的沙生植物<sup>[10]</sup>。前期的研究发现, 沙芥幼苗在干旱胁迫下叶片内羟自由基( $HO\cdot$ )含量呈下降的趋势, 超氧阴离子( $O_2^-$ )、过氧化氢( $H_2O_2$ )含量呈上升趋势; 且这几种活性氧物质可能来源于与光合和呼吸有关的线粒体和叶绿体<sup>[11]</sup>, 然而大量的证据表明活性氧物质对于植物膜脂也存在影响<sup>[12]</sup>。而目前干旱胁迫下沙芥叶片结构和光合作用之间的相互作用关系尚不清楚。因此, 本研究以沙芥幼苗叶片为材料, 研究了沙生植物——沙芥在干旱胁迫下叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应, 通过对干旱胁迫

**基金项目:** 公益性行业(农业)科研专项(201203004); 国家自然科学基金项目(31160393; 30860174; 30260067); 内蒙古科技攻关项目(20050305; 20060202); 内蒙古自然科学基金(2011BS0305; 20080404MS0305)

**作者简介:** 庞杰(1986年生), 男, 博士研究生, 主要从事蔬菜抗逆性研究。E-mail: pangjie@live.com

\*通信作者: 郝丽珍, E-mail: Haolizhen\_1960@163.com

**收稿日期:** 2013-02-22

下沙芥叶片解剖结构、光合参数和3种活性氧物质含量的相关关系来阐述沙芥叶片对于干旱胁迫的机制,为植物耐旱性研究提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料及处理方法

沙芥 *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. 种子采自内蒙古自治区鄂尔多斯市毛乌素沙地周边。用  $w=2\%$  次氯酸钠消毒 10 min, 培养皿中催芽, 将发芽的种子播在装有 600 g 基质(沙子和腐熟的厩肥 4:1)的苗钵(12.5 cm×12.5 cm)中, 每钵含 9 粒种子。取装有相同基质未播种的苗钵 10 盆, 测定田间持水量 (Water Holding Capacity, WHC)。从播种到试验开始前, 采用称重法保持苗钵内土壤含水量为 70%~80% WHC<sup>[13]</sup>。试验于植株 6 叶期开始, 每钵保留大小一致、粗细均匀的幼苗 6 株待用。试验采用完全随机设计, 根据土壤含水量确定干旱胁迫程度。在试验开始前一天傍晚称量后灌水至 70%~80% WHC, 第 2 天开始试验, 自然干旱。每天早晨 7:00 取样, 每次取样后随机排列剩余苗钵。每天取 4 盆作为一个处理进行试验。取样第 1 天作为对照。实验在内蒙古农业大学科技园区遮雨棚内进行。

### 1.2 测定指标及方法

#### 1.2.1 叶片解剖测定

取幼苗第 3、4 叶中部 0.5 cm 长的叶片组织, 放入 FAA(乙醇:甲醛:冰醋酸=90:5:5)固定, 参照李芬的方法石蜡制片<sup>[14]</sup>, 番红-固绿对染, 切片厚度 8  $\mu\text{m}$ 。在 Olympus 光学显微镜下用目镜测微尺观测叶片总厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度海绵组织厚度和下表皮厚度, 所有观测值均为 40 个视野的平均值。采用烘干法测定叶片含水量和土壤相对含水量。

叶片组织结构紧密度(CTR)=栅栏组织厚/叶厚×100%

#### 1.2.2 气体交换参数的测定

采用 Li-6400 便携式光合仪测定沙芥幼苗叶片气体交换参数净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾

速率( $T_r$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )和气孔限制值( $L_s$ ), 根据 Penuelas 等<sup>[15]</sup>以  $P_n/T_r$  计算水分利用效率(WUE)。光合仪流速为 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 叶室温度为 30  $^{\circ}\text{C}$ , 测试选取晴天上午 9:00-11:00 之间进行, 光照强度为 1 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 目标叶片为第 3、4 叶。

叶片结构、光合和活性氧物质在同一植株上测定。

### 1.3 数据处理

采用 SPSS19.0 软件进行单因素 Duncan 检验方差分析和两变量 Pearson correlation coefficient(单侧)相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对沙芥幼苗气体交换参数的影响

如表 1 所示, 净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )随着土壤含水量下降呈下降趋势, 其中土壤含水量从 77%到 39% WHC 差异未达到显著水平; 蒸腾速率( $T_r$ )呈先下降后上升的趋势,  $T_r$  最大值出现在土壤含水量为 11% WHC 时, 最小值出现在 39% WHC 时; 胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )呈上升的趋势。气孔限制值( $L_s$ )、水分利用率(WUE)呈先上升后下降的趋势,  $L_s$  最大值出现在土壤含水量 39% WHC 时, 最小值出现在 11% WHC 时。WUE 最大值出现在 39% WHC 时, 最小值出现在 11% WHC 时。

### 2.2 干旱胁迫对沙芥幼苗叶片解剖结构和解剖参数的影响

如图 1 所示, 随着土壤含水量下降, 叶片栅栏组织变化明显, 从土壤含水量 77%到 15% WHC, 叶肉细胞规则且栅栏组织结构从比较饱满变为紧密。土壤含水量为 12%和 11% WHC 时, 叶片细胞变得松散且栅栏组织形状变为不规则形。且从图版可以看出, 在土壤含水量为 12%和 11% WHC 时, 在相同的厚度情况下切片出现了细胞重叠现象。

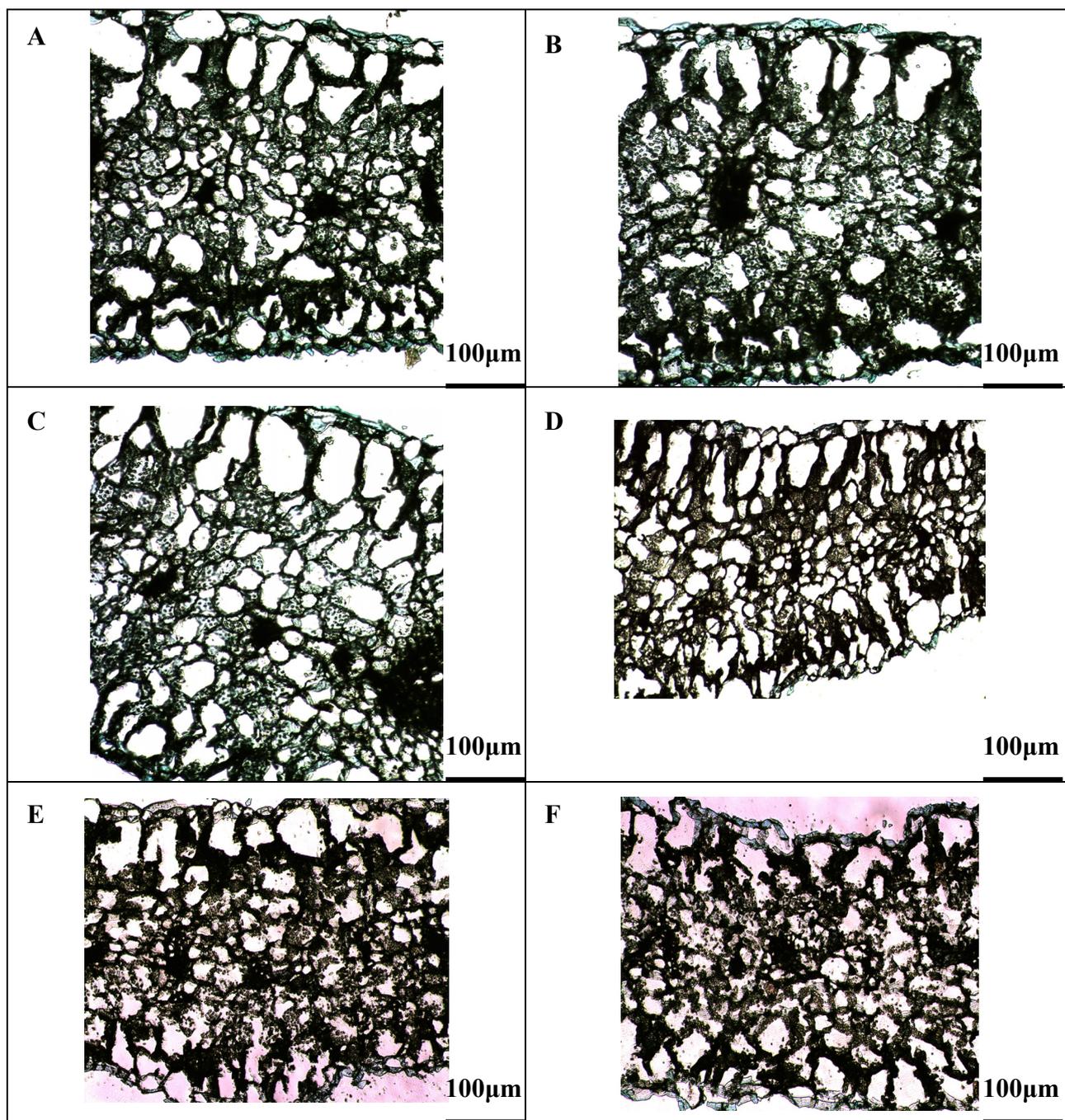
如表 2 所示, 随着土壤含水量下降叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度呈下降的趋势; 栅栏组织和栅栏组织/海绵组织呈先上升后下降的趋势, 最大值均出现在土壤含水量为 15% WHC 时; 海绵组织

表 1 干旱胁迫对沙芥叶片气体交换参数的影响(±标准误)

Table 1 The effort of drought stress on gas exchange parameters of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. in seedling (mean±SE)

土壤含水量/ %	叶片含水量/ %	净光合速率/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	蒸腾速率/ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	水分利用率/ ( $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	气孔导度/ ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	气孔限制值/ %
77	93.19±2.07 <sup>A</sup>	18.99±0.30 <sup>A</sup>	10.51±3.22 <sup>A</sup>	1.81±0.12 <sup>B</sup>	0.629±0.089 <sup>A</sup>	345.55±20.19 <sup>B</sup>	14.48±2.10 <sup>B</sup>
65	92.23±1.58 <sup>B</sup>	18.78±0.26 <sup>A</sup>	10.36±4.27 <sup>A</sup>	1.81±0.156 <sup>B</sup>	0.645±0.132 <sup>A</sup>	339.18±17.98 <sup>B</sup>	16.15±2.98 <sup>A</sup>
39	92.72±1.41 <sup>AB</sup>	16.84±0.47 <sup>AB</sup>	9.95±1.29 <sup>B</sup>	1.92±0.187 <sup>A</sup>	0.504±0.066 <sup>A</sup>	333.67±23.39 <sup>B</sup>	17.61±1.26 <sup>A</sup>
16	92.69±2.26 <sup>AB</sup>	13.72±0.82 <sup>B</sup>	9.89±2.89 <sup>BB</sup>	1.4±0.122 <sup>C</sup>	0.189±0.098 <sup>B</sup>	380.27±30.11 <sup>A</sup>	6.19±1.90 <sup>C</sup>
15	90.83±1.58 <sup>B</sup>	13.62±0.16 <sup>B</sup>	9.85±3.18 <sup>B</sup>	1.38±0.093 <sup>C</sup>	0.178±0.085 <sup>B</sup>	382.56±26.14 <sup>A</sup>	5.63±0.65 <sup>C</sup>
12	87.75±0.92 <sup>C</sup>	13.16±0.72 <sup>B</sup>	8.49±2.19 <sup>C</sup>	1.25±0.198 <sup>CD</sup>	0.123±0.085 <sup>B</sup>	394.92±22.83 <sup>A</sup>	2.60±0.29 <sup>CD</sup>
11	68.24±1.11 <sup>D</sup>	10.99±0.11 <sup>C</sup>	8.73±1.16 <sup>C</sup>	1.02±0.065 <sup>D</sup>	0.094±0.127 <sup>B</sup>	401.84±19.10 <sup>A</sup>	0.68±0.22 <sup>D</sup>

注: 大写字母表示在  $P<0.01$  水平差异显著; 小写字母表示  $P<0.05$  水平差异显著



从 A 到 F 分别表示土壤含水量为 77%、65%、39%、16%、15%、12%、11% WHC 时沙芥叶片石蜡解剖结构

图 1 干旱胁迫下沙芥叶片解剖结构

Fig.1 The image representation of *Pugionium cornutum* (L.)Gaertn. leaves wax anatomical structure

呈先下降后上升的趋势，最大值出现在土壤含水量为 77% WHC 时，最小值出现在 15% WHC 时。叶片组织结构紧密度(CTR)呈先上升后下降的趋势，土壤含水量在 15% WHC 时最高，土壤含水量为 11% WHC 时极显著( $P < 0.01$ )低于其他处理。土壤含水量从 77%下降到 39% WHC 时，叶片各解剖参数差异不显著，说明沙芥在土壤含水量从 77%到 39% WHC 的土壤中生长结构不受影响。

### 2.3 干旱胁迫下沙芥幼苗叶片解剖参数、气体交换

#### 参数和几种活性氧及 MDA 含量的相关性分析

如表 3 所示，共有 153 对相关分析，显著性相关( $P < 0.05$ ) 42 对，其中正相关 31 对，负相关 11 对；极显著相关( $P < 0.01$ ) 40 对，其中正相关 30 对，负相关 10 对。叶片解剖参数和气体交换参数之间共有 42 对相关分析，显著相关( $P < 0.05$ ) 11 对，极显著相关( $P < 0.01$ ) 7 对，栅栏组织、栅栏组织/海绵组织和叶片组织紧密度与气体交换参数无显著( $P < 0.05$ )相关性。说明栅栏组织、栅栏组织/海绵

表2 干旱胁迫对沙芥幼苗叶片解剖参数的影响(±标准误)

Table 2 The effort of drought stress on structural anatomy parameter of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. Leaves in seedling (mean±SE)

土壤含水量/%	叶片厚度/ $\mu\text{m}$	上表皮厚度/ $\mu\text{m}$	栅栏组织厚度/ $\mu\text{m}$	海绵组织厚度/ $\mu\text{m}$	下表皮厚度/ $\mu\text{m}$	栅栏/海绵组织	叶片组织结构紧密度/%
77	467.79±34.21 <sup>a</sup>	4.82±0.21 <sup>a</sup>	124.09±5.87 <sup>b</sup>	335.18±16.35 <sup>a</sup>	3.70±0.18 <sup>a</sup>	0.37 <sup>b</sup>	26.53 <sup>B</sup>
65	469.6±21.87 <sup>a</sup>	4.65±0.32 <sup>a</sup>	126.38±5.4 <sup>b</sup>	335.15±20.18 <sup>a</sup>	3.42±0.17 <sup>a</sup>	0.38 <sup>b</sup>	26.91 <sup>B</sup>
39	468.69±25.31 <sup>a</sup>	4.51±0.34 <sup>a</sup>	142.28±3.66 <sup>a</sup>	318.65±13.87 <sup>ab</sup>	3.25±0.26 <sup>b</sup>	0.45 <sup>ab</sup>	30.36 <sup>B</sup>
16	455.42±22.19 <sup>b</sup>	4.32±0.19 <sup>ba</sup>	159.57±2.98 <sup>a</sup>	288.35±14.45 <sup>b</sup>	3.18±0.87 <sup>b</sup>	0.55 <sup>a</sup>	35.04 <sup>A</sup>
15	447.93±28.37 <sup>c</sup>	4.31±0.25 <sup>ba</sup>	168.76±7.12 <sup>a</sup>	271.65±12.98 <sup>b</sup>	3.21±0.21 <sup>b</sup>	0.62 <sup>a</sup>	37.68 <sup>A</sup>
12	429.87±22.46 <sup>c</sup>	4.37±0.13 <sup>ba</sup>	151.98±4.38 <sup>a</sup>	270.3±15.43 <sup>b</sup>	3.22±0.14 <sup>b</sup>	0.54 <sup>a</sup>	34.42 <sup>A</sup>
11	383.85±18.69 <sup>c</sup>	4.27±0.21 <sup>b</sup>	69.1±3.21 <sup>c</sup>	307.32±12.38 <sup>ab</sup>	3.16±0.98 <sup>b</sup>	0.22 <sup>c</sup>	18.00 <sup>C</sup>

注: 大写字母表示在  $P<0.01$  水平差异显著; 小写字母表示  $P<0.05$  水平差异显著

表3 干旱胁迫下沙芥幼苗叶片解剖参数、气体交换参数和活性氧之间的相关性分析

Table 3 The correlation analysis between all elements of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. under drought stress

	土壤含水量	叶片含水量	叶片厚度	上表皮厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	下表皮厚度	栅栏/海绵组织	CTR	净光合速率	蒸腾速率	水分利用率	气孔导度	胞间CO <sub>2</sub> 浓度	气孔限制值	超氧阴离子	羟自由基
叶片含水量	0.474																
叶片厚度	0.718*	0.935**															
上表皮厚度	0.998**	0.428	0.680*														
栅栏组织厚度	-0.110	0.811*	0.574	-0.161													
海绵组织厚度	0.864**	0.094	0.428	0.880**	-0.493												
下表皮厚度	0.889**	0.329	0.509	0.891**	-0.177	0.692*											
栅栏海绵组织	-0.368	0.603	0.294	-0.409	0.943**	-0.732*	-0.353										
CTR	-0.269	0.701*	0.420	-0.316	0.984**	-0.639	-0.292	0.985**									
净光合速率	0.950**	0.689*	0.884**	0.936**	0.155	0.760*	0.750*	-0.129	-0.014								
蒸腾速率	0.768*	0.671*	0.840**	0.732*	0.262	0.601	0.610	-0.062	0.100	0.825*							
水分利用率	0.819*	0.729*	0.913**	0.801*	0.272	0.677*	0.536	-0.025	0.100	0.942*	0.814*						
气孔导度	0.962**	0.544	0.796*	0.957**	-0.021	0.865**	0.737*	-0.309	-0.193	0.979**	0.805*	0.927**					
胞间CO <sub>2</sub> 浓度	-0.838**	-0.625	-0.852**	-0.825*	-0.138	-0.764*	-0.532	0.165	0.037	-0.934**	-0.810*	-0.987**	-0.950**				
气孔限制值	0.832*	0.634	0.856**	0.818*	0.151	0.755*	0.522	-0.152	-0.023	0.932**	0.808*	0.989**	0.946**	-1.000**			
超氧阴离子	-0.815*	-0.543	-0.774*	-0.802*	-0.048	-0.786*	-0.469	0.241	0.115	-0.894**	-0.770*	-0.889**	-0.924**	0.929**	-0.929**		
羟自由基	0.851**	0.770*	0.843**	0.831*	0.327	0.501	0.841**	0.117	0.195	0.882**	0.701*	0.754*	0.788*	-0.689*	0.688*	-0.606	
过氧化氢	-0.032	0.792*	0.541	-0.080	0.945**	-0.488	0.038	0.911**	0.937**	0.165	0.255	0.194	-0.032	-0.045	0.055	0.062	0.462

\*\*：在 0.01 水平(单侧)上显著相关; \*：在 0.05 水平(单侧)上显著相关

组织和叶片组织紧密度不影响沙芥在干旱胁迫下的呼吸作用。叶片解剖参数与活性氧物质之间共有 21 对相关性分析, 其中显著相关( $P<0.05$ ) 4 对, 极显著相关( $P<0.01$ ) 4 对, 表明干旱胁迫下沙芥幼苗叶片结构与活性氧之间有相互的影响。

### 3 讨论

#### 3.1 光合参数对干旱胁迫的响应

通常认为植物在干旱胁迫下光合作用降低的原因包括两个方面<sup>[16]</sup>, 一方面是光合作用的气孔限制, 是由于气孔导度降低<sup>[17]</sup>, 进入气孔的 CO<sub>2</sub> 量减

少, 不能满足植物体光合作用的要求, 导致植物光合作用的下降; 另一方面是光合作用的非气孔限制, 是由于叶绿体活性和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(ribulose biphosphate carboxylase oxygenase, Rubisco)活性降低、核酮糖二磷酸羧化酶(ribulose diphosphate carboxylase, RuBP 羧化酶)再生能力降低<sup>[18]</sup>, 导致叶片光合作用能力降低。Farquha 等<sup>[19]</sup>认为, 当  $G_s$  与  $C_i$  同时下降时,  $P_n$  下降主要是由气孔限制因素引起的, 如果  $P_n$  的降低伴随着  $C_i$  的升高, 则光合作用的主要限制因素是非气孔因素。本研究发现, 随着干旱胁迫下的加重沙芥幼苗的  $P_n$  呈下降趋势, 而  $C_i$  呈上升趋势, 表明沙芥幼苗在干旱胁迫下光合速率降低的原因是由于非气孔限制导致。且  $C_i$  与  $P_n$  极显著( $P < 0.01$ )负相关, 这与尤扬<sup>[20]</sup>的研究结果相似, 可能是由于植物体消耗的  $CO_2$  量减少, 导致  $CO_2$  在细胞内大量积累导致。

植物的蒸腾一般可分为气孔蒸腾、角质层蒸腾和皮孔蒸腾<sup>[20-21]</sup>。在有利的条件下, 气孔蒸腾一般占总蒸腾量的 80%~90%以上, 而气孔关闭则是蒸腾作用大幅下降的主要原因<sup>[22]</sup>。然而本试验发现, 沙芥幼苗在干旱胁迫下,  $G_s$  与  $T_r$  无相关性, 且  $T_r$  下降的幅度小于  $G_s$ , 在土壤含水量为 11% WHC 时,  $T_r$  下降了 19.22%, 而  $G_s$  下降了 80.45%。造成这样的原因可能沙芥在干旱胁迫下叶片水分蒸腾的主要路径不是气孔, 而是叶片角质层或皮孔。植物是通过蒸腾作用降低植物体温度<sup>[23]</sup>, 沙芥在气孔关闭的情况下仍能保持蒸腾作用, 这可能是沙芥适应沙漠地区干旱的表现, 即在气孔关闭的情况下仍然能够降低叶片温度。

### 3.2 解剖结构对干旱胁迫的响应

植物性状是由遗传因子和环境因子共同作用形成的, 遗传的多样性决定了植物的多样性, 环境的多样性同样也深刻地影响着植物的多样性, 植物适应干旱环境的对策也必然是多种多样的<sup>[24]</sup>。前人研究发现栅栏组织发达及退化的海绵薄壁组织结构是植物耐旱的一个特征<sup>[25]</sup>, 叶片组织紧密度越大, 植物耐旱性越强<sup>[26]</sup>, 且高度发达的栅栏组织可以避免干旱地区强烈光照对叶肉细胞的灼伤<sup>[27]</sup>。本研究表明, 沙芥幼苗叶片随着土壤含水量下降叶片厚度呈下降的趋势, 而沙芥幼苗叶片栅栏组织和栅栏/海绵组织呈先上升后先下降的趋势, 在土壤含水量为 11% WHC 才显著降低。这与陈昕等<sup>[28]</sup>在石灰花楸上的研究结果相似, 而石灰花楸在土壤含水量为 30%~35% WHC 时栅栏/海绵组织即表现出显著下降, 表明沙芥幼苗叶片结构能够很好的适应干旱环境, 且其抗旱性要强于石灰花楸。沙芥叶片在土壤含水量为 39%到 12% WHC 时叶片紧密度和栅栏

组织厚度均极显著高于其它处理, 说明沙芥在此土壤含水量下叶片组织抵御干旱能力最强, 这可能是由于沙芥的生长环境导致的, 关于沙芥原生境有待进一步研究。

### 3.3 干旱胁迫下沙芥叶片光合参数、解剖参数、活性氧的相互影响机制的探讨

结构是功能的基础, 叶片的结构变化必然影响其生理生态功能的发挥<sup>[28]</sup>。本研究发现, 沙芥叶片各解剖结构中, 上表皮厚度与  $P_n$  和  $G_s$  的相关性最高, 均达到了极显著( $P < 0.01$ )相关, 说明在干旱胁迫下影响沙芥幼苗光合的主要结构是上表皮; 郝丽珍等<sup>[29]</sup>研究发现沙芥叶片上下表皮均有气孔, 本研究表明, 干旱胁迫下可能进行气体交换的气孔是上表皮的气孔。

前人研究认为高度发达的栅栏组织可以避免干旱地区强烈光照对叶肉细胞的灼伤, 又可以有效的利用衍射光进行光合作用, 即栅栏组织越厚、栅栏组织与叶厚的比值越大, 栅栏组织细胞越小且排列越紧密, 则植物利用光能的效率越高<sup>[27]</sup>。本研究发现, 在干旱胁迫下, 沙芥叶片在土壤含水量从 39%到 12% WHC 下, 栅栏组织占叶片厚度的比值最大。

干旱胁迫下沙芥幼苗  $O_2^-$  和  $HO\cdot$  来自光合作用而不是膜脂过氧化<sup>[11]</sup>, 而本研究发现这 2 种活性氧物质与叶片解剖参数间也存在相关性, 超氧阴离子  $O_2^-$  与叶片厚度、上表皮厚度和海绵组织厚度均为显著( $P < 0.05$ )负相关。王爱国等<sup>[30]</sup>研究发现,  $O_2^-$ 、 $H_2O_2$  和  $HO\cdot$  可以通过膜脂过氧化作用损伤线粒体膜结构来影响线粒体的作用, 在黄瓜<sup>[31]</sup>和木麻黄<sup>[32]</sup>研究中也发现, 活性氧物质积累会对细胞膜造成伤害。 $O_2^-$  在干旱胁迫下沙芥叶片内大量积累<sup>[11]</sup>, 对沙芥叶片膜结构可能也存在膜脂过氧化作用。由于水分含量的改变影响着沙芥的结构从而影响着光合作用, 光合作用产生副产物活性氧物质, 而活性氧物质是植物在逆境下的重要信号物质<sup>[33]</sup>, 通过膜脂过氧化作用  $O_2^-$  影响沙芥叶片结构, 其作用机理有待进一步深入研究。

前人研究表明,  $H_2O_2$  是调控植物气孔开闭的重要信号物质<sup>[34-36]</sup>, 王兰香等<sup>[36]</sup>也发现, 在干旱胁迫下  $H_2O_2$  可以通过  $H_2S$  作用调节拟南芥气孔的开闭。而本研究发现沙芥在干旱胁迫下  $H_2O_2$  含量与  $G_s$  无相关性, 而与栅栏组织厚度和栅栏/海绵组织极显著正相关( $P < 0.01$ )。栅栏组织和栅栏/海绵薄壁组织结构是植物耐旱的一个特征<sup>[21]</sup>, 因此  $H_2O_2$  其作用机制有待进一步研究。

## 4 结论

干旱胁迫下沙芥叶片光合作用受抑制的主要

原因是由于非气孔限制导致,且在干旱胁迫下沙芥叶片气孔关闭的情况下任能有较高的蒸腾量,这可能是沙芥有效降低叶片温度的原因。沙芥在土壤含水量大于39% WHC,光合、结构等不受影响,说明沙芥能够很好的适应这样的环境,而在土壤含水量低于39% WHC,虽然沙芥光合作用受到抑制,而沙芥叶片通过调节蒸腾和结构栅栏组织比例增加,能够较好的抵御干旱环境。这可能是沙芥能够沙漠地区中生长发育的原因之一。

此外,沙芥叶片内活性氧物质来源于光合和呼吸相关的叶绿体和线粒体,而沙芥叶片解剖结构与活性氧物质也存在相关性,可能是由于干旱环境导致沙芥叶片结构的变化,从而影响到光合作用,使得光合作用产生副产物活性氧物质,活性氧物质作为植物体内重要的信号物质,进一步影响叶片结构,调整其抗旱性。

#### 参考文献:

- [1] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYSHI N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1): 185-212.
- [2] MAHAJAN S, TUTIEJA N. Cold, salinity and drought stresses: An overview[J]. *Archives of Biochem Biophys*. 2005, 444: 139-158.
- [3] 董占元, 姚云峰, 赵金仁, 贾志成. 梭梭(*Haloxylon ammodendrom*(C. A. Mey) Bunge)光合枝细胞组织学观察及其抗逆性特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2000, 14: 78-83.
- [4] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989: 105-138.
- [5] 王森, 代力民, 姬兰柱, 等. 长白山阔叶红松林主要树种对干旱胁迫的生态反应及生物量分配的初步研究[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 496-500.
- [6] LAWLOR D W, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 275-294.
- [7] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 等. 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [8] 李树华, 许兴, 何军, 等. 水分胁迫对牛心朴子光合生理特性影响的研究[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(1): 100-104.
- [9] 赵一之. 沙芥属的分类校正及其区系分类[J]. *内蒙古大学学报: 自然科学版*, 1999, 30(2): 197-199.
- [10] YU Q S, ZHANG D Y, WAN D S, et al. Development of microsatellite DNA loci for *Pugionium dolabratum* (Brassicaceae), an endangered psammophyte[J]. *Conservation Genetics*, 2008, 9: 1019-1022.
- [11] 庞杰, 郝丽珍, 张凤兰, 等. 沙芥叶片活性氧和抗坏血酸对干旱胁迫响应的研究[J]. *植物生理学报*, 2013(1): 57-62.
- [12] 赵保路. 氧自由基和天然抗氧化剂[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 11-12.
- [13] HSHIAO T C. Plant responses to water stress[J]. *Annual Review of Physiology*, 1973, 24: 519-570.
- [14] 李芬. 细胞生物学实验技术[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 15-21.
- [15] PENUELAS J, FILELLA I, LLUSIA J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(319): 229-238.
- [16] 俊增, 彭世彰, 魏征, 等. 节水灌溉水稻叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度及气孔与非气孔限制[J]. *农业工程学报*, 2010, 26(7): 76-80.
- [17] 江天然, 张立新. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响[J]. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2001, 37(6): 57-62.
- [18] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241-244.
- [19] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, 33: 317-342.
- [20] 尤扬, 周秀梅, 申小雨. 金桔秋季光合特性初步研究[J]. *亚热带植物科学*, 2010, 39(1): 21-24.
- [21] 谷昕, 李志强, 姜闯道, 等. 水淹导致皇冠草光合机构发生变化并加剧其出水后光抑制[J]. *生态学报*, 2009, 29(12): 6466-6474.
- [22] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3882-3892.
- [23] 夏江宝, 张光灿, 孙景宽, 等. 山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 322-329.
- [24] 杨九艳, 杨劫, 杨明博, 等. 不同生境狭叶锦鸡儿对干旱胁迫的生态适应机理研究[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(12): 2476-2482.
- [25] 赵翠仙, 黄子琛. 腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究[J]. *植物学报*, 1981, 24(4): 278-285.
- [26] 李晓燕, 李连国, 刘志华, 等. 葡萄叶片组织结构与抗旱性关系的研究[J]. 1994, 15(3): 30-32.
- [27] 曹娟云, 欧阳永日. 干旱胁迫下枣树叶片解剖学结构变化研究[J]. *江苏农业科学*. 2008, 3: 161-162.
- [28] 陈昕, 徐宜凤, 张振英. 干旱胁迫下石灰花楸幼苗叶片的解剖结构和光合生理响应[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(1): 0111-0116.
- [29] 郝丽珍, 翟胜, 贾晋, 等. 沙芥营养生长规律及叶片解剖结构的研究[J]. *北农学报*, 2009, 19(4): 66-69.
- [30] 王爱国, 邵从本, 罗广华, 等. 活性氧对大豆下胚轴线粒体结构与功能的损伤[J]. *植物生理学报*, 1990, 16(1): 13-18.
- [31] 刘忠静, 郭延奎, 林少航, 等. 外源过氧化氢对干旱胁迫下温室黄瓜叶绿体超微结构和抗氧化酶的影响[J]. *园艺学报*, 2009, 36(8): 1140-1146.
- [32] 许俊森, 杨细明, 郑天汉, 等. 干旱胁迫下木麻黄小枝细胞膜伤害机理的研究[J]. *防护林科技*, 2000, 8: 164-167.
- [33] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33: 453-467.
- [34] 叶青, 侯智慧, 刘菁, 等. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 介导 H<sub>2</sub>S 诱导的拟南芥气孔关闭[J]. *植物生理学报*, 2011, 47(12): 1195-1200.
- [35] 王兰香, 侯智慧, 侯丽霞, 等. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 介导的 H<sub>2</sub>S 产生参与干旱诱导的拟南芥气孔关闭[J]. *植物生理学报*, 2012, 47(3): 217-225.
- [36] 刘国华, 侯丽霞, 刘菁, 等. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 介导的 NO 合成参与乙烯诱导的拟南芥叶片气孔关闭[J]. *自然科学研究进展*, 2009, 19(8): 841-851.

## Effect of drought stress on anatomical structure and photosynthesis of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. leaves in seedling

PANG Jie, ZHANG Fenglan, HAO Lizhen, YANG Zhongren, ZHAO Peng

College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University//Inner Mongolia Autonomous Region Key Laboratory of Wild Peculiar Vegetable Germplasm Resource and Germplasm Enhancement, Huhhot 010019, China

**Abstracts:** The effect of drought stress on anatomical structure and photosynthesis of Chinese species, *Pugionium cornutum*(L.) Gaertn. leaves in seedling were observed by conventional paraffin sectioning and Li-6400 photosynthetic apparatus respectively. Which would help us to find out how the *P. cornutum* (L.) Gaertn. dealt with the drought stress and the survival strategy in arid environment in seedling, and which would provide theoretical basis for plant drought resistance. The results showed that: The net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), upper and lower epidermis thickness of *P. cornutum*(L.) Gaertn. leaves decreased with the soil water content decreasing under drought stress, to the contrary, the carbon dioxide concentration increased, and the thickness of spongy tissue decreased at first and then increased, however, the stomatal limitation ( $L_s$ ), water use efficiency (WUE), palisade tissue, palisade tissue/spongy tissue and leaf structure closely degrees (CTR) increased at first and then decreased. There were little effect on the anatomical structure and photosynthesis of *P. cornutum*(L.) Gaertn. leaves when the soil water content were more than 39% WHC, however, the photosynthesis were restrained and the leaf blade tightness increased when the soil water content were less than 39% WHC, and *P. cornutum*(L.) Gaertn. could face up the drought stress. The ability of photosynthesis of *P. cornutum*(L.) Gaertn. leaves in seedling was mainly induced by non-stomatal factors, and the structure change of leaves would affect the photosynthesis, at the same time, the photosynthesis would affect the structure of leaves by the production of reactive oxygen. *P. cornutum*(L.) Gaertn. could grow well in moderate even more soil drought stress, and it would grow in serious soil drought stress by changing the structure of leaves, which possibly were the one of reasons that *P. cornutum*(L.) Gaertn. could survive and reproduced in desert.

**Key words:** drought stress; anatomical structure of leaf; photosynthesis