

高寒草原优势种紫花针茅叶片解剖结构对青藏高原高寒干旱环境适应性分析

吴建波 王小丹*

中国科学院申扎高寒草原与湿地生态系统观测试验站, 山地表生过程与生态调控重点实验室, 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都, 610041

摘 要 随着气候变暖, 高寒草原分布面积逐步增加, 高寒草原植物如何适应高寒干旱环境的研究还比较缺乏。该研究通过分析高寒草原优势种紫花针茅(*Stipa purpurea*)不同地理种群叶片解剖结构特征差异及其与气候因子的相关性, 阐明紫花针茅叶片适应高寒环境的策略, 为理解高寒植物对高寒干旱胁迫环境的适应机制提供科学依据。在青藏高原不同地理位置选择8个紫花针茅种群, 选择成熟健康叶片用卡诺氏固定液固定, 将固定好的叶片带回实验室进行石蜡切片和染色, 用显微镜观察叶片结构, 并用数码相机拍摄, 然后用软件Image-pro plus 6对叶片结构进行测量。结果显示: 紫花针茅叶片普遍具有较厚的角质层, 可减少水分散失和抵御较强的辐射; 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构在厚壁细胞厚度、叶片厚度、导管直径、主脉导管腔面积/主脉维管束面积和维管束面积/叶横切面积等特征上存在较大差异, 以适应不同区域的生境。Pearson相关性和聚类分析结果表明紫花针茅叶片解剖结构与气候因子密切相关; 主成分和冗余分析结果表明在干旱区域紫花针茅叶片解剖结构主要受到蒸发量的影响, 而在相对湿润区域紫花针茅叶片解剖结构主要受生长季降水量、湿润系数和年降水量/年蒸发量影响。综上所述, 紫花针茅通过增加厚壁细胞减少水分散失, 同时增加导管直径、主脉导管面积/主脉维管束面积和维管束面积/叶横切面积等输水组织面积适应高寒干旱气候。

关键词 高寒草原; 紫花针茅; 叶片解剖结构; 气候因子; 适应机制

吴建波, 王小丹 (2021). 高寒草原优势种紫花针茅叶片解剖结构对青藏高原高寒干旱环境适应性分析. 植物生态学报, 45, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0322

Analyzing leaf anatomical structure of dominant species *Stipa purpurea* adapting to alpine and drought environment at Qingzang Plateau

WU Jian-Bo and WANG Xiao-Dan*

Xainza Alpine Steppe and Wetland Ecosystem Observation and Experiment Station, Key Laboratory of Mountain Environment Evolution and Regulation, Institute of Mountain Hazard and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract

Aims The anatomical structure of plant leaves could be a direct reflection of the plant's mechanism of response and adaptation to climate change. The distribution of alpine steppe has increased due to climatic warming over the Qingzang Plateau. *Stipa purpurea* is the dominant species of alpine steppe. However, few studies have been conducted on the adaptation mechanisms of alpine steppe plants. In this study, we analyzed the characteristics of leaf anatomical structure among different populations of *S. purpurea* and the relationship between these characteristics and climatic factors over the Qingzang Plateau. The ultimate aim was to identify the mechanism by which *S. purpurea* acclimatizes to alpine environments.

Methods Leaves of *S. purpurea* were collected from eight sites on the Qingzang Plateau and fixed using FAA fixative solution. Then, the leaves were paraffin wax sectioned and double-stained. Samples were then observed with a microscope and photographed with a digital camera. The area and thickness of leaf anatomical structure were measured with the soft (Image-pro plus 6.0).

Important findings Leaves of *S. purpurea* generally had thick cuticles, which were able to reduce water loss and radiation exposure. From the results of one-way analysis of variance, there were significant differences among the

收稿日期Received: 2020-09-25 接受日期Accepted: 2021-01-14

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究(SQ2019QZKK2004)、国家重点研发计划(2016YFC0502002)和国家自然科学基金(41401072)。Supported by the Second Comprehensive Scientific Investigation of the Qinghai-Tibet Plateau (SQ2019QZKK2004), the National Key R&D Program of China (2016YFC0502002), and the National Natural Science Foundation of China (41401072).

* 通信作者Corresponding author (wxd@imde.ac.cn)

eight populations in collenchymatous cell thickness, vessel diameter, bundle catheter cavity area/bundle of the main vascular area, and vascular area/leaf cross-sectional area, which were beneficial characteristics for *S. purpurea* in adapting to the local environment. The characteristics of leaf anatomical structure were significantly correlated with environmental factors via Pearson's analysis and cluster analysis. The results from principal component analysis and redundancy analysis showed that the anatomical structures in arid regions were mainly affected by annual evaporation, and those in semi-humid regions were mainly affected by the average precipitation humidity index and annual precipitation/annual evaporation during the growing season. In conclusion, to adapt to the alpine and arid environment, *S. purpurea* has reduced water loss by simultaneously increasing its collenchymatous cell thickness and water-conducting tissue area (vessel diameter, bundle catheter cavity area/bundle of main vascular area, and vascular bundle area/leaf cross-sectional area).

Key words alpine steppe; *Stipa purpurea*; leaf anatomical structure; climate factor; adapted mechanism

Wu JB, Wang XD (2021). Analyzing leaf anatomical structure of dominant species *Stipa purpurea* adapting to alpine and drought environment at Qingzang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0322

叶片解剖结构特征是植物长期适应环境以及自身进化形成的,体现了植物对环境的适应策略(Hetherington & Woodward, 2003),而且叶片解剖结构在不同区域的变异特征可以直接反映植物对不同生长环境的适应策略(Wright *et al.*, 2001; 钟悦鸣等, 2017)。例如中间锦鸡儿(*Caragana davazamcii*)随着平均年降水量的减少,角质层厚度有所增加,栅栏组织分化逐渐加强,叶脉的机械组织分化逐渐加强(杨明博, 2007);长梗扁桃(*Amygdalus pedunculata*)生长在干旱地区的叶片较厚,茸毛、蜡质等覆盖物增加,而生长于年降水量充沛地区的叶片栅栏组织排列疏松,叶厚度较薄(郭改改等, 2013);青藏高原的菊科植物叶片厚度、上下表皮厚度、上下角质层厚度、栅栏细胞系数均随海拔升高而增加(孙会婷等, 2016);蒙古莢(*Caryopteris mongholica*)叶片解剖结构随着年平均气温升高,叶厚度、栅栏组织厚度呈增大趋势(纪若璇等, 2020)。因此,叶片解剖结构可以体现植物对环境因子的适应性进化,开展不同区域植物叶片解剖结构变异特征的研究,对阐明植物适应气候变化策略具有重要意义。

紫花针茅(*Stipa purpurea*)作为高寒草原的优势种,对维持群落稳定性具有重要作用(Wu & Wang, 2019)。气候变暖导致青藏高原的西部地区变暖变干,东部地区变暖变湿(谭春萍等, 2010; 陈德亮等, 2015),进而改变青藏高原草地生态系统的空间格局,高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)群落向紫花针茅群落退化(王谋等, 2005),紫花针茅在青藏高原的分布范围随着温度升高将继续扩大(陈德亮等, 2015; Ma & Sun, 2018)。紫花针茅分布范围增加说明其具有对干旱生境较强的适应能力,然而其如何适应高寒干

旱气候变化的研究还相对薄弱(胡建莹等, 2008; 胡梦瑶等, 2012; 李雄等, 2015; 王常顺和汪诗平, 2015)。对不同区域紫花针茅叶片解剖结构的分析,可以直接反映紫花针茅对青藏高原气候变化的适应策略。因此,本研究通过对紫花针茅在青藏高原分布区域进行采样,分析其叶片解剖结构特征变异规律及其如何对环境因子响应,以期阐明高寒草原植物对气候变化适应机制提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点

选择羌塘高寒草原区域自东至西按降水梯度分别选择班戈县、尼玛县、改则县、革吉县和噶尔县,以及可可西里高寒草原区域五道梁地区,同时选择了高寒草甸和高寒草原交错带区域当雄县和安多县,各样地植被类型和气候特征见表1。

1.2 样品采集和处理

2018年8月在各样地内取样(表1)。在每个样地选取典型样地,然后在样地内随机选取5株紫花针茅,每株随机选取2片已完全伸展的新鲜叶片,上面无虫咬和病菌感染,将紫花针茅叶片剪下后,立即用卡诺氏固定液(FAA)固定,并用注射器将叶片空气排空。将固定好的叶片带回实验室进行石蜡切片和番红-固绿双重染色,在光学显微镜下对叶片组织结构特征进行观察和拍照,然后用Image-pro plus 6软件对叶片组织结构进行测量,获得叶片组织结构特征数据。根据叶片组织结构特征分为叶片保护组织(外表皮、角质层、内表皮)、维管组织(导管直径、主脉导管腔面积、主脉维管束面积和维管束面积)和其他特征(厚角细胞、叶片厚度、气孔宽度和

表1 青藏高原高寒草原各样地环境特征
Table 1 Environmental characters of sample sites at alpine steppe of Qingzang Plateau

样点 Site	地理位置 Geographic position	海拔 Altitude (m)	草原类型 Grass type	优势种 Dominant species	≥0℃积温 ≥0℃ accumulated temperature (℃·d)	年降水量 Mean annual precipitation (MAP, mm)	年平均气温 Mean annual air temperature (MAT, ℃)	年蒸发量 Mean annual evaporation (mm)
安多 Amdo	32.24° N 91.61° E	4 746	高寒草甸 Alpine meadow	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	869	439	-2.8	1 725
当雄 Damxung	32.25° N 90.66° E	4 228	高寒草原化草甸 Alpine steppe meadow	高山嵩草 <i>K. pygmaea</i> 紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	1 536	456	1.3	1 710
五道梁 Wudaoliang	32.26° N 90.19° E	4 576	高寒草原 Alpine steppe	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	683	259	-5.1	1 421
班戈 Baingoin	31.36° N 90.45° E	4 682	高寒草原 Alpine steppe	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	1 048	321	-0.8	1 994
尼玛 Nyima	31.78° N 87.28° E	4 554	高寒草原 Alpine steppe	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	1 453	200	-0.4	2 200
改则 Gêrzê	31.20° N 84.53° E	4 477	高寒草原 Alpine steppe	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	1 453	170	0.1	2 255
革吉 Gê'gyai	31.20° N 81.56° E	4 502	高寒草原 Alpine steppe	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	1 566	120	0.4	2 420
噶尔 Gar	32.46° N 80.10° E	4 300	高寒荒漠 Alpine dessert	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	1 573	72	0.7	2 696

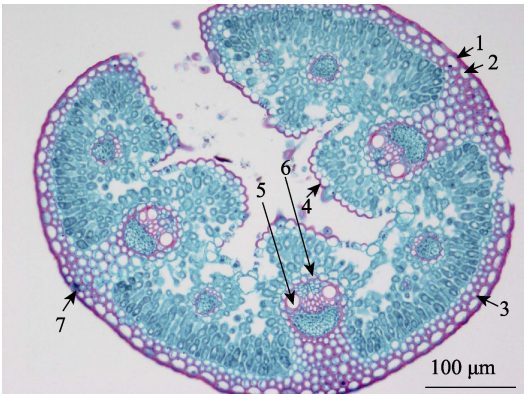


图1 青藏高原高寒草原紫花针茅叶片解剖结构。1, 角质层; 2, 外表皮; 3, 厚角组织; 4, 内表皮; 5, 导管; 6, 主维管束; 7, 气孔。
Fig. 1 Folia characters of *Stipa purpurea* in paraffin section at alpine steppe of Qingzang Plateau. 1, cuticle; 2, outer epidermis; 3, collenchymatous cell; 4, inner epidermis; 5, vessel; 6, mainly vascular bundle; 7, stoma.

叶片横切面积)(图1)。

1.3 气象数据

气象数据来自对全国气象台站观测数据插值。气候指标包括: 年降水量、年平均气温、生长季平均气温、生长季降水量、7月平均气温、7月降水量、≥0℃积温、年蒸发量。湿润指数采用谢良尼诺夫公式根据中国实际情况修改进行计算(孟猛等, 2004)。干旱半干旱区与半湿润区按照胡梦瑶等(2012)标准划分。

1.4 统计分析

叶片组织结构特征差异采用单因素方差分析法

分析。叶片特征与气候因子相关性采用Pearson相关性分析(两侧检验)。采用聚类分析不同地理种群紫花针茅叶片组织结构相似性, 并应用主成分分析影响紫花针茅分布的主要组织结构特征。采用冗余分析(RDA)进一步分析环境变量、叶片组织结构特征和紫花针茅分布的关系。以上分析采用SPSS 21和Canoco 5进行。

2 结果

2.1 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构特征

在不同地理气候条件下, 紫花针茅叶片解剖结构特征表现出对生境的适应性(表2; 图2)。在保护组织方面, 安多紫花针茅种群叶片外表皮厚度和内表皮厚度显著高于其他地理种群, 而叶片外表皮厚度和内表皮厚度在其他地理种群间不存在显著差异; 叶片角质层厚度在各个种群都不存在显著差异。在维管组织方面, 革吉、噶尔和安多种群叶片导管直径显著高于其他地理种群, 五道梁种群叶片导管直径最小; 改则、革吉和噶尔种群叶片主脉导管腔面积与主脉维管束面积比显著高于其他地理种群; 五道梁种群叶片主脉导管腔面积与主脉维管束面积比最小; 安多和当雄种群叶片的维管束面积与叶横切面积比显著小于其他地理种群。安多种群叶片不存在厚角细胞, 但是在五道梁和当雄种群叶片中厚角细胞厚度有所增加, 在班戈、尼玛、改则、革吉和噶尔种群叶片中厚角细胞厚度最大。安多种群叶片

表2 青藏高原高寒草原不同地理种群紫花针茅叶片组织结构特征(平均值±标准误)
Table 2 Leaf characters of *Stipa purpurea* at different population at alpine steppe of Qingzang Plateau (mean ± SE)

	高寒草甸 Alpine meadow		高寒草原 Alpine steppe					
	安多 Amdo	当雄 Damxung	五道梁 Wudaoliang	班戈 Baingoin	尼玛 Nyima	改则 Gêrzê	革吉 Gê'gyai	噶尔 Gar
角质层厚度 Cuticle thickness (μm)	4.75 ± 0.95	5.22 ± 0.46	5.85 ± 0.38	5.51 ± 0.74	4.36 ± 0.15	5.18 ± 0.40	4.99 ± 0.81	5.25 ± 0.62
外表皮厚度 Outer epidermal thickness (μm)	12.16 ± 2.31 ^a	8.93 ± 0.40 ^b	9.51 ± 0.34 ^b	7.63 ± 0.51 ^b	9.76 ± 1.53 ^b	7.36 ± 0.80 ^b	8.89 ± 0.59 ^b	8.08 ± 0.71 ^b
内表皮厚度 Inner epidermal thickness (μm)	18.82 ± 3.07 ^a	7.80 ± 0.45 ^b	6.95 ± 0.33 ^b	5.46 ± 0.33 ^b	6.35 ± 0.45 ^b	6.13 ± 0.58 ^b	7.83 ± 0.77 ^b	8.49 ± 1.00 ^b
厚角细胞厚度 Collenchymatous cell thickness (μm)	0	5.16 ± 0.82 ^b	4.92 ± 0.22 ^b	9.18 ± 2.12 ^a	13.32 ± 1.35 ^a	11.67 ± 1.72 ^a	10.66 ± 0.76 ^a	13.97 ± 0.78 ^a
气孔宽度 Stoma width (μm)	28.33 ± 8.82 ^a	12.42 ± 1.73 ^{bc}	10.06 ± 0.60 ^c	9.97 ± 1.22 ^c	12.35 ± 0.50 ^{bc}	13.55 ± 1.14 ^{bc}	15.37 ± 1.45 ^b	15.62 ± 1.05 ^b
叶片厚度 Leaf thickness (μm)	269.89 ± 19.67 ^a	179.12 ± 16.49 ^c	170.74 ± 2.60 ^c	173.46 ± 2.69 ^c	196.55 ± 11.10 ^{bc}	190.09 ± 19.18 ^{bc}	246.28 ± 31.81 ^b	212.33 ± 2.64 ^b
导管直径 Vessel diameter (μm)	16.04 ± 2.09 ^a	12.13 ± 1.13 ^b	9.73 ± 0.42 ^c	12.83 ± 1.36 ^b	11.82 ± 1.13 ^b	12.73 ± 1.34 ^b	21.15 ± 2.84 ^a	18.36 ± 2.23 ^a
主脉导管腔面积/主脉维管束面积 Catheter cavity area/area of main vascular bundle	0.11 ± 0.00 ^b	0.11 ± 0.01 ^b	0.07 ± 0.00 ^c	0.11 ± 0.02 ^b	0.11 ± 0.00 ^b	0.15 ± 0.02 ^a	0.16 ± 0.03 ^a	0.16 ± 0.02 ^a
维管束面积/叶横切面积 Vascular area/leaf cross sectional area	0.04 ± 0.01 ^b	0.05 ± 0.01 ^b	0.07 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.01 ^a	0.07 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.01 ^a

同行不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
Different lowercase letters of the same row indicate significance at the 0.05 level.

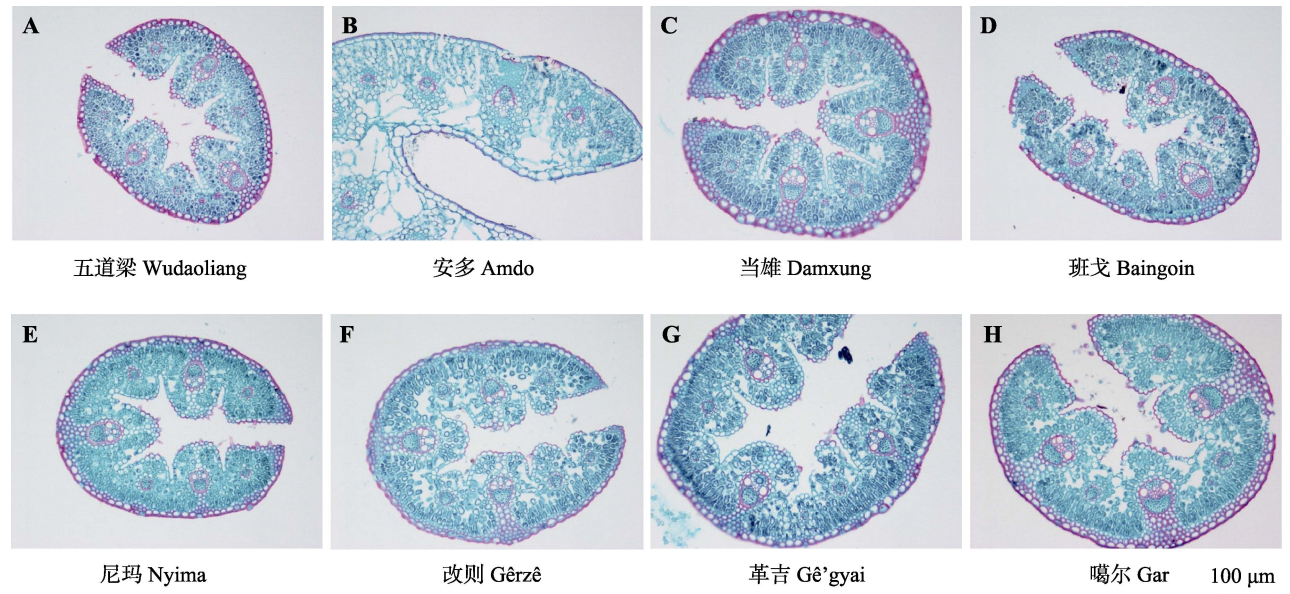


图2 青藏高原高寒草原不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构。
Fig. 2 Leaf characters of *Stipa purpurea* in different populations at alpine steppe of Qingzang Plateau.

厚度最大, 噶尔和革吉种群叶片厚度次之, 五道梁、当雄、班戈和改则种群叶片厚度最小; 气孔宽度变化趋势与叶片厚度一致。

2.2 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构与气候因子相关性分析

紫花针茅叶片解剖结构特征受到气候因子显著

表3 青藏高原高寒草原紫花针茅叶结构特征与气候因子的相关性
Table 3 Correlations between climatic factors and leaf structures of *Stipa purpurea* at alpine steppe of Qingzang Plateau

	外表皮厚度 Outer epidermal thickness	内表皮厚度 Inner epidermal thickness	角质层厚度 Cuticle thickness	气孔宽度 Stoma width	叶片厚度 Leaf thickness	导管直径 Cavities diameter	厚角细胞厚度 Collenchymatous cell thickness	主脉导管腔面积/ 主脉维管束面积 Catheter cavity area/area of main vascular bundle	维管束面积/ 叶横切面积 Vascular area/leaf cross sectional area
年降水量 Mean annual precipitation (mm)	0.58	0.42	0.30	0.21	0.01	-0.55	-0.78*	-0.87**	-0.61
年平均气温 Mean annual tem- perature (°C)	-0.34	-0.39	0.24	-0.31	-0.12	0.15	0.50	0.21	0.77*
≥0 °C 积温 ≥0 °C accumulated temperature	0.11	0.29	-0.56	0.50	0.56	0.64	0.34	0.67	0.33
年蒸发量 Mean annual evaporation (mm)	-0.43	-0.26	-0.21	-0.05	0.16	0.61	0.76*	0.79*	0.76*
年降水量/年蒸发量 Mean annual evapo- ration precipitation/ mean annual evapo- ration evaporation	0.59	0.44	0.32	0.21	0.00	-0.55	-0.83*	-0.87**	-0.71*
湿润指数 Humidity index	0.29	0.07	0.56	-0.18	-0.31	-0.69	-0.65	-0.91**	-0.50
生长季平均气温 Mean temperature during growing season	-0.50	-0.39	0.19	-0.24	-0.01	0.51	0.57	0.64	0.81*
生长季降水量 Mean precipitation during growing season	0.52	0.28	0.05	0.10	-0.16	-0.75*	-0.51	-0.90**	-0.53
7月平均气温 Average temperature at July	-0.42	-0.27	0.07	-0.10	0.12	0.59	0.55	0.70	0.79*
7月降水量 Mean precipitation at July	0.50	0.28	0.05	0.11	-0.15	-0.73*	-0.48	-0.87**	-0.47

*, 在0.05水平(双侧)上显著相关; **, 在0.01水平(双侧)上显著相关。
*, difference is significant at the 0.05 level (two-tailed); **, difference is significant at the 0.01 level (two-tailed).

的影响。Pearson相关性分析结果表明导管直径与生长季降水量和7月降水量呈显著的负相关关系; 厚角细胞厚度与年降水量和年降水量/年蒸发量呈显著负相关关系, 与年蒸发量呈显著的正相关关系; 主脉导管腔面积/主脉维管束面积与年蒸发量呈显著的正相关关系, 而与年降水量、年降水量/年蒸发量、湿润指数、生长季降水和7月降水量呈显著的负相关关系; 维管束面积/叶横切面积与年平均气温、年蒸发量、生长季平均气温和7月平均气温呈显著的正相关关系(表3)。

2.3 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构主成分分析和聚类分析

主成分分析结果表明前2个主成分累计方差贡献率达到了83.00% (表3), 其中保护组织外表皮、角质层和厚角细胞厚度在第一主成分得分最高, 输水组织导管直径和主脉导管腔面积/主脉维管束面积

在第二主成分得分最高(表4)。聚类分析结果表明8个地理种群分为2个分支, 其中安多种群单独为1个分支, 其他7个种群聚为一个分支, 然后又分为3个分支, 班戈、尼玛和改则聚为一个分支, 五道梁和当雄种群聚为一分支, 革吉和噶尔聚为一个分支(图3)。

表4 主成分分析特征根与方差贡献率
Table 4 Eigenvalues and extraction squared loading of principal component analysis

成分 Component	特征根植 Eigenvalue	变异系数 Percentage of variance (%)	累计值 Cumulative (%)
1	4.80	53.32	53.32
2	2.67	29.68	83.00
3	0.94	10.42	93.42
4	0.28	3.08	96.50
5	0.22	2.44	98.94
6	0.08	0.86	99.80
7	0.02	0.20	100.00
8	0.00	0.00	100.00

表5 青藏高原高寒草原紫花针茅叶片解剖结构特征主成分分析
Table 5 Principal component analysis of leaf structures of *Stipa purpurea* at alpine steppe of Qingzang Plateau

	第一主成分 Coefficients of PC1	第二主成分 Coefficients of PC2
外表皮厚度 Outer epidermal thickness	0.47	-0.05
角质层厚度 Cuticle thickness	0.45	0.19
厚角细胞厚度 Collenchymatous cell thickness	0.41	0.32
气孔宽度 Stoma width	0.08	-0.39
导管直径 Vessel diameter	0.04	0.55
主脉导管腔面积/主脉维管束面积 Catheter cavity area/ area of main vascular bundle	-0.16	0.55
内表皮厚度 Inner epidermal thickness	-0.19	-0.21
叶片厚度 Leaf thickness	-0.39	0.14
维管束面积/叶横切面积 Vascular area/ leaf cross sectional area	-0.44	0.19

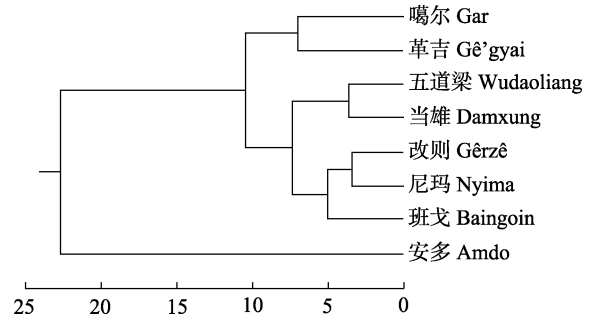


图3 青藏高原高寒草原紫花针茅叶片解剖结构特征聚类分析。

Fig. 3 Hierarchical clustering of leaf structures of *Stipa purpurea* at alpine steppe of Qingzang Plateau.

2.4 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构与环境因子冗余分析

RDA结果表明：第一和第二排序轴累计解释率分别为59.52%和34.19%（图4），RDA前2个排序

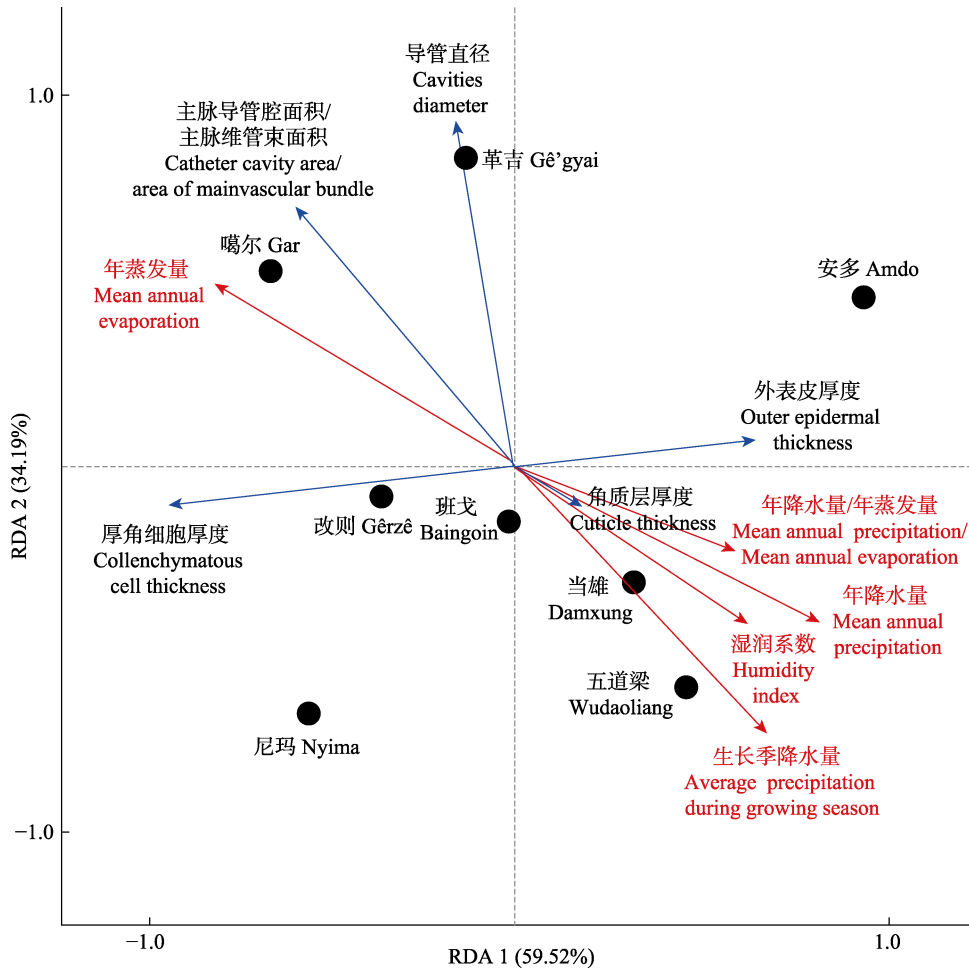


图4 青藏高原高寒草原气候因子与不同地理种群紫花针茅叶片解剖特征冗余分析(RDA)。

Fig. 4 Redundancy analysis (RAD) between climatic factors and leaf structures of *Stipa purpurea* at alpine steppe of Qingzang Plateau.

轴保留了土壤酶活性数据总方差的93.71%。冗余分析结果表明气候因子年蒸发量、生长季降水量、湿润指数和年降水量/年蒸发量对紫花针茅叶片解剖结构影响较大(图4)。其中年蒸发量对噶尔、革吉、改则、尼玛和班戈紫花针茅叶片的厚角细胞厚度、导管直径和主脉导管腔面积/主脉维管束面积影响较大(图4); 生长季降水量、湿润指数、年降水量和年降水量/年蒸发量对安多、五道梁和当雄紫花针茅叶片的角质层厚度和外表皮厚度影响较大(图4)。

3 讨论

3.1 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构特征的共性和变异

植物与其生长的环境是统一的整体, 环境对植物的长期作用影响植物叶片解剖结构。在本研究中, 不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构特征既存在相似性, 也存在较大变异性。角质层厚度在不同地理种群紫花针茅叶片结构特征中不存在显著差异, 这是因为角质层不仅可以反射强光, 还可以减少叶片水分蒸散, 有利于植物适应高原环境(李正理, 1981; Holmes & Keiller, 2002; 何涛等, 2007), 体现了不同地理种群紫花针茅叶片结构对高海拔生境的趋同适应进化。但是, 生境的不同导致紫花针茅叶片解剖特征存在较大差异, 例如紫花针茅叶片厚角细胞厚度随着干旱程度的增加而增加, 厚角细胞从安多紫花针茅叶片解剖结构中不存在到噶尔紫花针茅叶片中厚度逐渐增加, 而增加厚壁细胞厚度可减少水分蒸散损失(康萨如拉等, 2013)。紫花针茅叶片解剖结构输水组织在不同区域也存在较大差异, 导管直径、主脉导管腔面积/主脉维管束面积和维管束面积/叶横切面积随着降水量的减少而增加, 这利于增加水分运输能力, 适应干旱环境(Cox & Moorc, 2010; 康萨如拉等, 2013; 寇萌等, 2019)。因此, 不同地理种群紫花针茅叶片既有相似的解剖结构特征适应高海拔生境, 也有不同的叶片解剖结构适应区域生境。

3.2 紫花针茅叶片解剖结构与气候因素的关系

高寒草原优势种紫花针茅在青藏高原分布范围较广, 其叶片解剖结构与其生境相适应。Pearson相关性分析和聚类分析结果表明紫花针茅叶片解剖结构与气候因子密切相关(康萨如拉等, 2013), 例如五道梁和当雄2个地理种群距离较远, 但其叶片解剖

结构比较相似。进一步的主成分和冗余分析结果表明, 与水分相关的气候因子对不同区域紫花针茅叶片解剖结构影响较大(胡选萍等, 2016), 即在噶尔、革吉和改则等干旱区域, 年蒸发量是影响厚角细胞厚度、导管直径和主脉导管腔面积/主脉维管束面积的主要因子, 而在相对湿润区域年降水量和生长季降水量等气候因子是影响保护组织(外表皮厚度和角质层厚度)的主要因子。紫花针茅叶片解剖结构未受到低温影响, 这可能是由于紫花针茅分布在高海拔区域, 相较于其他区域植物, 其已经适应了低温环境(Ma *et al.*, 2012; 李全发等, 2013)。

3.3 紫花针茅叶片解剖结构对高寒干旱环境适应机制

紫花针茅作为高寒草原的优势种, 其叶片解剖结构对高寒干旱环境具有较好的适应性。紫花针茅叶片外表皮普遍具有较厚角质层, 而在特别干旱区域(噶尔), 紫花针茅内表皮上也有角质层形成(图2H), 这有利于减少水分散失, 适应干旱环境(邓彦斌等, 1998; 蔡永立和宋永昌, 2001)。同时紫花针茅叶片通过增加厚角细胞厚度, 减少水分散失(图2), 这与内蒙古短花针茅适应干旱环境的叶片解剖结构(康萨如拉等, 2013)相一致。为了适应干旱环境, 紫花针茅在改变保护组织的同时, 增加输水组织面积比例(导管直径、主脉导管面积/主脉维管束面积和维管束面积/叶横切面积), 以增强水分运输适应干旱环境(康萨如拉等, 2013; Buckley *et al.*, 2015; 寇萌等, 2019)。

4 结论

不同地理种群紫花针茅叶片解剖结构既有相似之处, 但也存在较大的变异。与水分相关的气候因子是引起叶片解剖结构变异的主要因素。紫花针茅叶片解剖结构对高寒干旱环境表现出较强的适应性, 紫花针茅通过增加厚角细胞厚度, 减少水分散失; 同时增加导管直径和输水组织在叶片结构中的面积比例, 提高输水能力以适应高原干旱环境。

参考文献

- Buckley TN, John GP, Scoffoni C, Sack L (2015). How does leaf anatomy influence water transport outside the xylem? *Plant Physiology*, 168, 1616–1635.
- Cai YL, Song YC (2001). Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China. I.

- Leaf anatomical characters. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 90–98. [蔡永立, 宋永昌 (2001). 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学: I. 叶片解剖特征的比较. 植物生态学报, 25, 90–98.]
- Chen DL, Xu BQ, Yao TD, Guo ZT, Cui P, Chen FH, Zhang RH, Zhang XZ, Zhang YL, Fan J, Hou ZQ, Zhang TH (2015). Assessment of past, present and future environmental changes on the Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 60, 3025–3035. [陈德亮, 徐柏青, 姚檀栋, 郭正堂, 崔鹏, 陈发虎, 张人禾, 张宪洲, 张镜铨, 樊杰, 侯增谦, 张天华 (2015). 青藏高原环境变化科学评估: 过去、现在与未来. 科学通报, 60, 3025–3035.]
- Cox CB, Moorc PD (2010). *Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Deng YB, Jiang YC, Liu J (1998). The xeromophic and saline mophic structure of leaves and assimilating branches in ten Chenopodiaceae species in Xinjiang. *Acta Phytoecologica Sinica*, 22, 164–170. [邓彦斌, 姜彦成, 刘健 (1998). 新疆10种藜科植物叶片和同化枝的旱生和盐生结构的研究. 植物生态学报, 22, 164–170.]
- Guo GG, Feng B, Ma BL, Zhang YL, Guo CH, Jing ZB (2013). Leaf anatomical structures of different regional *Amygdalus pedunculata* Pall. and their drought resistance analysis. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 720–728. [郭改改, 封斌, 麻保林, 张应龙, 郭春会, 井赵斌 (2013). 不同区域长柄扁桃叶片解剖结构及其抗旱性分析. 西北植物学报, 33, 720–728.]
- He T, Wu XM, Jia JF (2007). Research advances in morphology and anatomy of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet Plateau and their adaptations to environments. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 2574–2583. [何涛, 吴学明, 贾敬芬 (2007). 青藏高原高山植物的形态和解剖结构及其对环境的适应性研究进展. 生态学报, 27, 2574–2583.]
- Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901–908.
- Holmes MG, Keiller DR (2002). Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant, Cell & Environment*, 25, 85–93.
- Hu JY, Guo K, Dong M (2008). Variation of leaf structure of two dominant species in alpine grassland and the relationship between leaf structure and ecological factors. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 370–378. [胡建莹, 郭柯, 董鸣 (2008). 高寒草原优势种叶片结构变化与生态因子的关系. 植物生态学报, 32, 370–378.]
- Hu MY, Zhang L, Luo TX, Shen W (2012). Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 136–143. [胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维 (2012). 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. 植物生态学报, 36, 136–143.]
- Hu XP, Ji CJ, An LH (2016). Leaf epidermis characteristics of the main grassland monocotyledonous plant species on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 6465–6474. [胡选萍, 吉成均, 安丽华 (2016). 青藏高原草地主要单子叶植物的叶表面特征. 生态学报, 36, 6465–6474.]
- Ji RX, Yu X, Chang Y, Shen C, Bai XQ, Xia XL, Yin WL, Liu C (2020). Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 277–286. [纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超 (2020). 蒙古莠叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. 植物生态学报, 44, 277–286.]
- Kang S, Niu JM, Zhang Q, Chen LP (2013). Anatomical structure of *Stipa breviflora* leaves and its relationship with environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 77–86. [康萨如拉, 牛建明, 张庆, 陈丽萍 (2013). 短花针茅叶片解剖结构及与气候因子的关系. 草业学报, 22, 77–86.]
- Kou M, Yin QL, Jiao JY (2019). Leaf anatomical structures and acclimation of ten monocotyledons in the Hilly-Gullied Loess Plateau region. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 102–109. [寇萌, 尹秋龙, 焦菊英 (2019). 黄土丘陵沟壑区10种单子叶植物叶片解剖结构及环境适应性. 西北植物学报, 39, 102–109.]
- Li QF, Wang BJ, An LH, Ji CJ (2013). Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 2062–2070. [李全发, 王宝娟, 安丽华, 吉成均 (2013). 青藏高原草地植物叶解剖特征. 生态学报, 33, 2062–2070.]
- Li X, Yang SH, Yang YQ, Yin X, Sun XD, Yang YP (2015). Comparative physiological and molecular analyses of intraspecific differences of *Stipa purpurea* (Poaceae) response to drought. *Plant Diversity and Resources*, 37, 439–452. [李雄, 杨时海, 杨云强, 尹欣, 孙旭东, 杨永平 (2015). 不同居群紫花针茅响应干旱胁迫的生理和分子差异分析. 植物分类与资源学报, 37, 439–452.]
- Li ZL (1981). Morphology and structure of drought vegetation. *Biology of Journal*, 16, 9–12. [李正理 (1981). 旱生植物的形态和结构. 生物学通报, 16, 9–12.]
- Ma B, Sun J (2018). Predicting the distribution of *Stipa purpurea* across the Tibetan Plateau via the MaxEnt model. *BMC Ecology*, 18, 1–12.
- Ma JJ, Ji CJ, Han M, Zhang FT, Yan XD, Hu D, Zeng H, He JS (2012). Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan and Inner Mongolian grasslands. *Science China, Life Science*, 55, 68–79.
- Meng M, Ni J, Zhang ZG (2004). Aridity index and its applications in geo-ecological study. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 853–861. [孟猛, 倪健, 张治国 (2004). 地理生态学的干燥度指数及其应用评述. 植物生态学报, 28,

- 853–861.]
- Sun HT, Jiang S, Liu JM, Cuo YJ, Shen GS, Gu S (2016). Structure and ecological adaptability of the leaves of three Asteraceae species different altitudes on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1559–1570. [孙会婷, 江莎, 刘婧敏, 郭亚娇, 沈广爽, 古松 (2016). 青藏高原不同海拔3种菊科植物叶片结构变化及其生态适应性. *生态学报*, 36, 1559–1570.]
- Tan CP, Yang JP, Mi R (2010). Analysis of the climatic change characteristics in the Southern Tibetan Plateau from 1971 to 2007. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 32, 1111–1120. [谭春萍, 杨建平, 米睿 (2010). 1971–2007年青藏高原南部气候变化特征分析. *冰川冻土*, 32, 1111–1120.]
- Wang CS, Wang SP (2015). A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 206–216. [王常顺, 汪诗平 (2015). 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 39, 206–216.]
- Wang M, Li Y, Hang RQ, Li YL (2005). The effects of climate warming on the alpine vegetation of the Qinghai-Tibetan Plateau hinterland. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1275–1281. [王谋, 李勇, 黄润秋, 李亚林 (2005). 气候变暖对青藏高原腹地高寒植被的影响. *生态学报*, 25, 1275–1281.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wu JB, Wang XD (2019). Temporal stability of aboveground net primary production in northern Tibet alpine steppe in response to nitrogen addition. *Journal of Mountain Science*, 16, 2679–2686.
- Yang MB, Yang J, Yang JY, Liang N, Qing H (2007). Changes of characteristics of the leaf epidermis and genetic diversity of *Caragana davazamcii* in different habitats in Erdos Plateau, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 1181–1189. [杨明博, 杨劼, 杨九艳, 梁娜, 清华 (2007). 鄂尔多斯高原不同生境条件下中间锦鸡儿植物叶片表皮特征及遗传多样性变化分析. *植物生态学报*, 31, 1181–1189.]
- Zhong YM, Dong FY, Wang WJ, Wang JM, Li JW, Wu B, Jia XH (2017). Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(10), 53–61. [钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 王健铭, 李景文, 吴波, 贾晓红 (2017). 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性. *北京林业大学学报*, 39(10), 53–61.]

责任编辑: 储诚进 责任编辑: 李 敏