

红砂抗逆生态学研究

■ 单立山 李 毅 等著



中国林业出版社

本书由国家国际科技合作专项(2012DFR30830)、国家自然科学基金(41361100, 31360205)、甘肃省科技支撑计划项目(1204NKCA084)共同资助

红砂抗逆生态学研究

单立山 李 毅 等著



中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

红砂抗逆生态学研究 / 单立山, 李毅著. —北京: 中国林业出版社, 2014. 9

ISBN 978-7-5038-7647-9

I. ①红… II. ①单…②李… III. ①旱生植物-灌木-抗逆-植物生态学-研究
IV. ①S718.4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 210903 号

出版 中国林业出版社 (100009 北京西城区刘海胡同 7 号)

E-mail forestbook@163. com 电话 (010) 83222880

网址 <http://lycb.forestry.gov.cn>

发行 中国林业出版社

印刷 北京北林印刷厂

版次: 2014 年 9 月第 1 版

印次: 2014 年 9 月第 1 次

开本: 787mm × 960mm 1/16

印张: 14.5

字数: 220 千字

印数: 1000 册

定价: 45.00 元

前言

在甘肃中西部生态脆弱区分布着大面积的红砂植被。它们因抗逆性强，生态可塑性大，具有很强的抗旱、耐盐和集沙能力，是改善荒漠区生态环境、保护农牧业生产的重要生态屏障，在维护生态脆弱区的生态安全中占有一定地位。同时，红砂是品质中等的饲用灌木，骆驼四季喜食，羊、马适时采食，以红砂为建群种的草地类型是草原化荒漠和典型荒漠地区家畜的主要放牧地，对西部牧业发展具有重要的作用。在自然条件下，相对湿润生境的红砂以有性繁殖为主，具有一定天然更新能力。然而，在相对干旱的生态脆弱区，未见红砂当年实生苗和幼龄有性繁殖个体，几乎没有天然更新的能力，红砂主要是通过灌丛的劈裂繁殖体进行无性繁殖。甘肃中西部地区为典型的生态脆弱区，红砂几乎也无天然更新能力，且长期以来受自然和人类活动的影响，致使其分布面积缩小，种群数量减少，在更新上产生断层，极大地影响了该区生态系统的稳定性。因此，加强该区现有红砂植被的保护和管理，探明红砂响应与适应逆境胁迫特别是干旱胁迫的生理生态机制，是有效保护和合理利用开发红砂这一优势植物资源，加快受损生态系统生态恢复建设的重要举措。

由于实验手段和研究方法的限制，以往对植物响应和适应逆境胁迫的生理生态特征研究主要集中在地上部分。根系作为环境变化的感应器，环境变化特别是土壤水分条件的变化其最先感知，并随即迅速产生化学信号向上传递来调节气孔行为，通过自身形态和生理生化特性的调整适应变化后的环境。因此，进行植物逆境生理生态特征研究应将地上与地下进行结合，来探索植物对逆境胁迫的响应与适应机制显得至关重要。红砂为典型荒漠植物，在我国西北干旱半干旱区自东向西广泛分布，是其建群种和优势种。在一个较大的地域内，随气候干旱梯度的变异（主要是降水）红砂是如何调整其地上与地下形态与生理生化特性来适应胁迫环境是我们关注的重要科学问题。基于以上科学问题的探索，本书在一个较大的自然地域内，在甘肃中西

部地区按自然降水梯度,对典型分布的红砂叶片与根系响应干旱的形态与生理指标进行了测定,同时结合模拟控制实验就红砂幼苗地上与地下指标对干旱胁迫的响应与适应特征进行了分析,并对其抗旱性进行了评价,为从地上和地下相结合的方法来探讨红砂对干旱的响应与适应机制积累经验。

本研究依托武威市林业综合服务中心和兰州市林木种苗繁育中心,由国家国际科技合作专项(2012DFR30830)、国家自然科学基金(41361100, 31360205)、甘肃省科技支撑计划项目(1204NKCA084)共同资助完成。

在以上项目的资助下,本研究充分考虑了生态脆弱区不同生境条件下典型荒漠植物对逆境胁迫的适应策略,采用生态学、植物学、土壤学结合的实验方法,以荒漠生态系统优势种和建群种超旱生灌木红砂为研究对象,以地上和地下生物生态学特性为研究内容,紧紧围绕自然降水梯度下红砂的种群结构、动态、分布格局、生理特性、根系分布、构型和根系生理特性等方面内容进行了系统研究。通过模拟控制实验对红砂幼苗的形态和生理生化指标进行了研究,建立了其抗旱性综合评价指标体系,并分析它们在干旱环境下的适应策略和自我调控机理,研究成果将为典型荒漠植物对逆境胁迫特别是干旱胁迫的响应和适应机制提供理论依据,同时对干旱区植被恢复和人工生态系统建立提供技术指导。

全书共9章。编写分工如下:第一章,单立山、李毅;第二章,单立山、李毅、董秋莲;第三章,苏世平、单立山、李毅;第四章,李毅、单立山、苏世平、高茜;第五章,单立山、种培芳、李毅、耿东梅;第六章,种培芳、单立山、焦健、左利萍;第七章,单立山、李毅;第八章,单立山、李毅;第九章,单立山、李毅。

本研究得到了中国科学院新疆生态与地理研究所张希明研究员、曾凡江研究员的热情帮助和指导,本书的出版得到了甘肃农业大学林学院各位领导和老师的关心和支持。研究生段雅楠、张荣、段桂芳、贾海娟、王维芳、王维睿参与了本书的校对和修订工作。中国科学院寒区旱区环境与工程研究所赵文智研究员对实验研究工作提出了宝贵的意见和建议。还有许多单位和同仁为本书的出版给予了大力支持和帮助,在此一并表示感谢!

由于作者水平有限,在写作中难免会出现疏漏和不足,敬请批评指正!

单立山 李毅

2014年3月

目 录

1 绪 论	(1)
1.1 红砂简介	(1)
1.1.1 红砂 [<i>Reaumuria soongorica</i> (Pall.) Maxim] 分布区 ...	(1)
1.1.2 红砂生物生态学特征	(1)
1.1.3 红砂形态解剖学特征	(2)
1.2 红砂逆境生理生态学研究进展	(2)
1.2.1 红砂形态解剖适应性	(2)
1.2.2 光合作用与光保护机制	(4)
1.2.3 抗氧化系统特征	(5)
1.2.4 渗透调节	(5)
1.2.5 细胞分子遗传学研究	(6)
1.2.6 内源激素	(6)
1.3 红砂保护与开发的意义	(7)
2 红砂种群结构、动态及空间格局研究	(9)
2.1 研究背景	(9)
2.2 研究区概况与研究方法	(10)
2.2.1 研究区概况	(10)
2.2.2 研究方法	(12)
2.3 甘肃中西部地区不同生境下红砂种群结构和动态分析	(14)
2.3.1 种群分布现状	(14)
2.3.2 年龄结构特征	(14)
2.3.3 红砂种群静态生命表及存活曲线	(16)
2.3.4 时间序列预测	(18)

2.3.5	种群动态变化指数分析	(20)
2.4	种群空间格局	(20)
2.4.1	不同生境红砂种群的空间分布格局分析	(21)
2.4.2	不同发育阶段红砂种群空间分布格局分析	(21)
2.5	小 结	(23)
2.5.1	种群结构方面	(23)
2.5.2	种群动态方面	(23)
2.5.3	种群格局方面	(24)
3	红砂不同天然群体种子表型性状及活性相关性研究	(25)
3.1	研究背景	(25)
3.2	研究材料与研究方法	(26)
3.2.1	群体的确立与试验材料的采集	(26)
3.2.2	种子表型性状的测定方法	(28)
3.2.3	种子活性性状的测定方法	(28)
3.2.4	统计分析方法	(28)
3.3	河西走廊不同红砂天然群体种子表型性状相关性研究	(29)
3.3.1	红砂群体间和群体内的形态变异特征	(29)
3.3.2	红砂种子形态变异特征	(30)
3.3.3	各群体表型性状的相对极差	(31)
3.3.4	红砂天然群体间的表型分化及各形态特征变异来源 ...	(32)
3.3.5	红砂表型性状和采集地的地理生态因子的相关关系 ...	(34)
3.3.6	红砂天然群体表型聚类分析	(35)
3.4	河西走廊不同红砂天然群体种子活性相关性研究	(36)
3.4.1	红砂种子活性群体间和群体内的变异特征	(36)
3.4.2	红砂种子变异特征	(38)
3.4.3	红砂种子活性性状间的相关关系	(39)
3.4.4	红砂种子活性性状和群体的地理生态因子 的相关关系	(40)
3.4.5	红砂天然群体种子性状聚类分析	(41)
3.5	小 结	(42)

3.5.1	表型变异方面	(42)
3.5.2	活性变异方面	(42)
4	盐胁迫和贮藏温度对红砂种子生理特性的影响	(43)
4.1	研究背景	(43)
4.2	研究材料与研究方法	(45)
4.2.1	材料来源	(45)
4.2.2	发芽试验	(45)
4.2.3	盐胁迫试验	(45)
4.2.4	贮藏温度试验处理	(46)
4.2.5	生理指标测定方法	(46)
4.2.6	数据处理	(46)
4.3	盐胁迫对红砂种子吸胀过程中生理特性的影响	(46)
4.3.1	盐胁迫对红砂种子发芽率的影响	(46)
4.3.2	盐胁迫对红砂种子 MDA 含量的影响	(47)
4.3.3	盐胁迫对红砂种子可溶性糖含量的影响	(48)
4.3.4	盐胁迫对红砂种子 CAT 活性的影响	(49)
4.3.5	盐胁迫对红砂种子 POD 活性的影响	(50)
4.3.6	盐胁迫对红砂种子 SOD 活性的影响	(51)
4.4	贮藏温度对红砂种子生理特性的影响	(53)
4.4.1	不同温度贮藏下红砂种子丙二醛 (MDA) 含量的变化	(53)
4.4.2	不同温度贮藏下红砂种子脯氨酸 (Pro) 含量的变化	(54)
4.4.3	不同温度贮藏下红砂种子可溶性糖 (SS) 含量的变化	(55)
4.4.4	不同温度贮藏下红砂种子可溶性蛋白 (SP) 含量的变化	(56)
4.4.5	不同温度贮藏下红砂种子超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的变化	(57)

4.4.6	不同温度贮藏下红砂种子过氧化物酶 (POD) 活性的变化	(57)
4.4.7	不同温度贮藏下红砂种子过氧化氢酶 (CAT) 活性的变化	(58)
4.4.8	贮藏时间对红砂种子生理特性的影响	(59)
4.4.9	各贮藏温度红砂种子指标间的相关性分析	(67)
4.5	小 结	(71)
4.5.1	盐胁迫红砂种子生理特性方面	(71)
4.5.2	贮藏温度红砂种子生理特性方面	(71)
5	干旱胁迫对红砂叶片的生理特性的影响	(73)
5.1	研究背景	(73)
5.2	研究方法与研究内容	(74)
5.2.1	试验材料培养	(74)
5.2.2	水分梯度试验设计	(75)
5.2.3	PEG 胁迫幼苗的培养及试验设计	(75)
5.2.4	试验方法	(76)
5.2.5	数据分析	(77)
5.3	土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶 活性的影响	(77)
5.3.1	土壤水分胁迫对红砂叶片相对含水量的影响	(77)
5.3.2	土壤水分胁迫对红砂叶片叶绿素含量的影响	(78)
5.3.3	土壤水分胁迫对红砂叶片叶绿素荧光参数的影响	(79)
5.3.4	红砂叶片叶绿素含量和叶绿素荧光参数的关系	(82)
5.3.5	土壤水分胁迫对红砂叶片抗氧化酶活性 和丙二醛的影响	(83)
5.4	土壤水分胁迫对红砂幼苗生长和渗透调节物分配 的影响	(85)
5.4.1	土壤水分胁迫对红砂幼苗生长的影响	(85)
5.4.2	土壤水分胁迫对红砂幼苗渗透调节物质含量的影响	(85)
5.4.3	土壤水分胁迫对红砂幼苗渗透调节物分配的影响	(87)

5.5	不同天然种源红砂幼苗对 PEG 胁迫的生理响应	(88)
5.5.1	PEG 胁迫对不同地理种源红砂幼苗渗透调节物质的影响	(88)
5.5.2	PEG 胁迫对不同地理种源红砂幼苗丙二醛含量的影响	(88)
5.5.3	PEG 胁迫对不同地理种源红砂幼苗叶片相对质膜透性的影响	(88)
5.5.4	PEG 胁迫对不同地理种源红砂幼苗活性氧清除酶的影响	(90)
5.5.5	干旱胁迫下红砂种源生理指标的方差分析和相关性分析	(92)
5.5.6	4 个地理种源红砂幼苗抗旱性的隶属函数值分析	(95)
5.6	两个海拔分布下红砂叶片对渗透胁迫的生理响应	(96)
5.6.1	渗透胁迫对红砂叶片水分生理特征的影响	(96)
5.6.2	渗透胁迫对红砂叶片 MDA 含量的影响	(97)
5.6.3	渗透胁迫对红砂叶片 O_2^- 产生速率的影响	(98)
5.6.4	渗透胁迫对红砂叶片抗氧化酶活性的影响	(98)
5.6.5	渗透胁迫对红砂叶片渗透调节物质的影响	(101)
5.6.6	渗透胁迫下红砂叶片生理特征的相关性	(102)
5.7	小 结	(103)
5.7.1	幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性方面	(103)
5.7.2	不同天然种源红砂幼苗对 PEG 胁迫的生理响应	(104)
5.7.3	两个海拔分布下红砂叶片对渗透胁迫的生理响应	(104)
6	自然降水梯度下红砂天然群体抗旱性综合评价	(106)
6.1	研究背景与研究内容	(106)
6.1.1	研究背景	(106)
6.1.2	研究内容	(108)
6.2	研究区概况与研究方法	(108)
6.2.1	研究区概况	(108)
6.2.2	研究方法	(112)

6.3	水分梯度下不同天然种群红砂叶片生理特性比较研究	(114)
6.3.1	不同区域红砂相对含水量及饱和亏比较	(114)
6.3.2	不同区域红砂 MDA 和 O_2^- 产生速率比较	(114)
6.3.3	不同区域红砂叶绿素含量比较	(115)
6.3.4	不同区域红砂 SOD、POD 和 CAT 活性比较	(117)
6.3.5	不同区域红砂渗透调节物质比较	(118)
6.4	水分梯度下不同天然种群红砂光合特性比较研究	(119)
6.4.1	研究区环境因子日变化比较	(119)
6.4.2	不同地区红砂气体交换参数日变化比较	(121)
6.4.3	不同地区红砂水分利用效率日变化比较	(124)
6.4.4	内外因素与红砂光合及蒸腾速率的相关性分析	(125)
6.5	水分梯度下不同天然种群红砂荧光特性比较研究	(127)
6.5.1	不同地区红砂叶绿素荧光交换参数日变化比较	(127)
6.5.2	环境因素对红砂叶片叶绿素荧光参数影响的逐步回归分析	(130)
6.6	4 个地理种群红砂的抗旱性综合评价	(132)
6.6.1	不同地理种群红砂的各项抗旱指标值	(132)
6.6.2	不同地理种群红砂抗旱性定量评价	(133)
6.6.3	基于灰色关联度抗旱性与抗旱指标的相关关系评价	(135)
6.7	小 结	(139)
6.7.1	叶片生理特征方面	(139)
6.7.2	气体交换方面	(139)
6.7.3	叶绿素荧光方面	(140)
6.7.4	抗旱综合评价方面	(140)
7	红砂根系形态和构型对干旱的生态适应	(142)
7.1	研究意义与进展	(144)
7.1.1	研究意义	(144)
7.1.2	研究进展	(145)
7.1.3	研究内容	(149)

7.2	研究区概况与研究方法	(149)
7.2.1	研究区概况	(149)
7.2.2	研究方法	(153)
7.2.3	试验数据处理	(156)
7.3	红砂根系形态对干旱的生态适应	(158)
7.3.1	不同生境条件下红砂根系形态特征比较	(158)
7.3.2	不同生境条件下红砂主根长度和粗度的变化	(158)
7.3.3	不同生境条件下红砂侧根长度、数目、 直径的变化	(159)
7.3.4	不同生境条件下红砂生物量分配的变化	(162)
7.4	红砂根系构型对干旱的生态适应	(163)
7.4.1	不同生境条件下红砂根系拓扑指数与 拓扑结构的比较	(163)
7.4.2	不同生境条件下根系分形特征比较	(164)
7.4.3	不同生境条件下红砂根系分支率比较	(166)
7.4.4	不同生境条件下红砂根系连接长度的比较	(167)
7.5	红砂细根序级形态特征及功能研究	(168)
7.5.1	细根系形态指标	(168)
7.5.2	根系分级及养分特征	(170)
7.5.3	养分特征与根系形态特征的关系	(171)
7.6	小 结	(172)
7.6.1	根系形态方面	(172)
7.6.2	根系构型方面	(173)
7.6.3	细根序级结构和功能方面	(173)
8	干旱胁迫对红砂幼苗根系形态和生理特性的影响	(174)
8.1	研究意义与研究进展	(175)
8.1.1	研究意义	(175)
8.1.2	研究进展	(176)
8.1.3	研究内容	(180)
8.2	材料与方法	(180)

8.2.1	试验材料及培养	(180)
8.2.2	试验设计	(180)
8.2.3	根系采样与处理	(181)
8.2.4	根系形态指标及生物量测定	(181)
8.2.5	根系生理指标测定方法	(181)
8.2.6	地上生物量	(181)
8.2.7	数据计算与处理	(182)
8.3	红砂幼苗根系形态特征和水分利用效率对水分变 化的响应	(182)
8.3.1	不同水分条件下红砂根系形态结构参数的比较	(182)
8.3.2	不同水分条件下红砂幼苗不同构件生物量的比较	(187)
8.3.3	不同水分条件下红砂幼苗水分利用的比较	(189)
8.4	人工模拟水分梯度下红砂幼苗根系生理特性研究	(190)
8.4.1	干旱胁迫下红砂幼苗根系活力的变化	(190)
8.4.2	干旱胁迫下红砂幼苗根细胞过氧化物 酶活性的变化	(191)
8.4.3	干旱胁迫下红砂根系 MDA 含量的变化	(192)
8.4.4	干旱胁迫下红砂幼苗根系脯氨酸含量的变化	(193)
8.4.5	干旱胁迫下红砂幼苗根系可溶性蛋白含量的变化	(195)
8.4.6	干旱胁迫下红砂幼苗根系生物量分配的变化	(196)
8.5	小 结	(197)
8.5.1	根系形态方面	(197)
8.5.2	根系生理方面	(197)
9	新研究中的关键科学问题	(199)
9.1	幼苗定居过程中红砂种子萌发和根系生长对降水 变化的响应	(199)
9.2	红砂自然更新生态学过程研究	(201)
	参考文献	(203)

绪 论

1.1 红砂简介

1.1.1 红砂 [*Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim] 分布区

红砂是生长于温带荒漠、草原化荒漠和荒漠草原区的多年生柽柳科 (Tamaricaceae) 木质化小灌木。主要分布在荒漠、半荒漠的山麓洪积平原、山地丘陵、剥蚀残丘、山前砂砾质和砾质洪积扇、戈壁等, 是一种自然生长的超旱生植物。在我国红砂分布区东起鄂尔多斯西部, 经阿拉善、河西、北山山地、柴达木盆地、嘎顺戈壁, 西至准噶尔和塔里木盆地边缘, 其中甘肃黄土丘陵沟壑区和河西走廊风沙区都有分布。红砂分布区年降水量 60 ~ 300mm, 海拔 500 ~ 3200m。以我国西北五省(自治区)草地资源统计数据为例(内蒙古、青海、新疆、甘肃、宁夏), 在温性荒漠草原类、温性草原化荒漠类和温性荒漠类等三大类草地中, 红砂建群型、共建型或伴生型草地面积合计 9 100 324 hm^2 , 占以上三大类草地总面积的 14.68%, 占西北五省天然草地总面积的 4.71% (朱恭和王万鹏, 2004)。红砂在其生活周期的不同发育阶段, 生境呈现明显的异质现象, 分布区土壤一般为灰棕荒漠土, 在荒漠灰钙土上也有生长, 在盐渍化以至强盐渍化土壤上生长良好(吴征镒, 1980; 刘家琼等, 1982), 土壤中土壤有机质含量都较低, 在 0.42 ~ 1.42 之间, 说明红砂对土壤有机质的要求不高, 适宜在沙化和贫瘠化的土地上生长, 因此, 在我国西北地区可作为恢复植被和改善生态环境的备选植物。

1.1.2 红砂生物生态学特征

红砂茎干短而粗为小灌木, 高 15 ~ 25cm, 由老枝顶端多分枝。老枝灰

棕色或淡棕色,当年生枝肉质棕红色;叶为短圆柱形鳞片状肉质,长0.5~5.0cm,顶端稍粗,圆钝,具点状泌盐腺体,叶表面常具有灰白色盐霜,常3~6簇生。花单生于叶腋,遍布全枝,成稀疏穗状花序,近无梗;花径约4mm,萼筒钟形,5裂,下半部合生;花瓣5,开张,矩圆形,长3.0~4.5cm,粉红色,近中部以下有2披针形附属物;雄蕊7~12,花柱3,分离。蒴果纺锤形或三棱锥形,长5~6mm,3瓣裂。种子长圆形,长3~4mm,末端渐尖,顶端钝圆而不具芒柱,种子表面密布褐色柔毛。花期6~8月,果期7~9月(卢琦等,2012)。

红砂为多浆超旱生植物,其全部绿色组织中的含水量约为54.9%(鲜比例)。红砂的水势最低,为 -6.04MPa ;自由水含量仅为4.37%,束缚水/自由水比值最高,为19.4;水分亏缺值高达45.85%(崔大方,1988)。同时,红砂具有较高的水分利用效率,在茎中维持光合作用并累积蔗糖以防叶片死亡,当叶片水势下降到 -21.3MPa 时,叶片死亡并随后脱落,但茎仍然保持光合作用,然后植物进入休眠状态,复水后茎恢复生长,植物又长出新叶,这是红砂抵御干旱环境的自我保护性机制(薛焱、王迎春,2007)。

1.1.3 红砂形态解剖学特征

红砂叶横切面上,表皮细胞为 $25.1\mu \times 23.0\mu$,栅栏细胞2~3层,面积为 $54.5\mu \times 5.8\mu$,栅栏组织厚度 149.3μ ,贮水组织厚度 277.7μ ;主脉维管束直径 68.7μ ;导管腔直径 6.3μ ;管壁厚 3.0μ 。在扫描电镜下观察红砂的叶片切片,可以看到叶片具有盐斑和瘤状的蜡被层,叶片的角质层厚达 $8.3\mu\text{m}$,气孔表面积为 $411.1\mu^2$,气孔密度较低,为88.7个/ mm^2 ;气孔下陷很深且形成了气孔室,这都是红砂适应干旱的重要结构特征。

1.2 红砂逆境生理生态学研究进展

1.2.1 红砂形态解剖适应性

由于叶片形态与解剖结构对环境因子变化的响应与适应非常活跃,从叶片形态、表皮特征和基本组织结构等方面均会发生适应性变化。荒漠区降雨少、风沙强烈,环境极为恶劣,其植物叶片的形态结构必然会有其独特的适

应性特征。

1.2.1.1 形态解剖结构特点

在干旱与半干旱区,干旱与盐碱是影响植物形态解剖结构变异非常重要的环境因子,因而植物对其响应与适应逐渐成为植物学家和生态学家研究工作中较活跃的领域。从叶片的大小、厚薄、形状、气孔和细胞排列等方面均表现出对环境的适应特征(何涛等,2007)。红砂作为我国西北干旱半干旱区优势种和建群种,有关叶片结构特征对逆境胁迫的响应与适应已有大量研究。刘家琼等(1982)研究发现红砂叶片具有盐斑和瘤状的蜡被层,叶片的角质层厚达 $8.3\mu\text{m}$,气孔下陷很深且形成气孔室。崔大方(1988)对红砂属3个不同种的茎叶进行形态解剖比较研究,发现红砂的角质层最厚,气孔几乎全部下陷形成气孔窝,气室明显,空气相对湿度大且保卫细胞小;叶肉质、栅栏组织和储水组织发达。魏岩等(1999)研究发现红砂的叶片呈圆柱状,它的横切面为扁圆形,表皮细胞较小同时排列紧凑;表皮下面有气孔器和盐腺,同时分布有少量的辐射状排列的栅栏组织细胞,海绵组织细胞间间隙较大且排列疏松,叶脉呈环状排列,近轴面的维管束相对于远轴面大且周围有石细胞分布。刘玉冰(2006)从红砂叶片和茎的表皮形态结构进行了研究,发现红砂叶片表面有大量的与抗旱相关的腺体和高度特化的圆形且向外突出的气孔存在,茎表皮也有大量这类气孔。更为惊奇的是严重干旱处理后的红砂叶片表皮仍有极少数的气孔开放。表皮细胞与气孔特征表明红砂既具有较高的保水能力又具有较低的蒸腾速率。这都是红砂适应逆境胁迫的重要结构特征。

1.2.1.2 超微结构

逆境胁迫下植物叶片细胞的超微结构会发生明显的变化(陈健辉等,2011)。大量研究表明,干旱胁迫严重影响植物叶肉细胞的超微结构,造成叶绿体的基粒弯曲、膨胀及排列混乱;线粒体膨胀、变圆,外被膜不完整,内部嵴消失等现象(Ristic and Cass, 1991; 韩善华, 1991; Stoyanova et al., 2002; 白志英等, 2009; 简令成和王红, 2009)。红砂在干旱胁迫下,通过保护部分细胞的完整性来实现在脱水条件下的生存。即使在极端干旱条件下,红砂枝条中的亚细胞结构和叶绿体结构都没有大的变化;叶片叶绿体膜对干旱的伤害是非常敏感的(Heterington et al., 1982; Markovska et al., 1994)。刘玉冰(2006)研究也发现红砂叶片和茎中含有丰富的贮水组织,并

随着干旱胁迫的加剧, 贮水组织中充满了渗透物质并形成渗透泡。严重干旱造成了叶片叶肉结构的不可恢复性的破坏, 而茎中的韧皮部和木质部结构都保持完整。极度干旱引起了叶片叶绿体超微结构的极大破坏, 包括外膜和膜片层结构。但茎中的叶肉细胞和叶绿体结构不受影响, 仍然保持完整。这种保持茎中叶绿体结构的完整性能使植物在复水后快速恢复光合作用。徐当会等(2013)指出红砂嫩枝的亚细胞组织中含有叶绿体。正常条件下, 无论是枝条还是叶片的亚细胞组织, 叶绿体紧贴细胞壁, 叶绿体中的类囊体排列整体有序。随着干旱的加剧, 叶绿体脱离细胞壁, 向细胞中央靠近。严重干旱造成了叶片叶肉细胞和叶绿体结构不可恢复性的破坏, 而嫩枝的亚细胞组织和叶绿体都保持完整。可见, 在干旱胁迫下, 红砂通过超微结构的变化控制水分的丧失, 防止和限制干旱胁迫的破坏, 因而在某种程度上维持了亚细胞的完整性。

1.2.2 光合作用与光保护机制

干旱造成的植物水分亏缺或水分胁迫对植物内部生理过程的破坏是相当严重的(郭卫华等, 2003)。光合作用对水分胁迫尤其敏感(Griffiths and Parry, 2002; Chaitanya, et al., 2003), 它不仅受下降的气孔导度的影响, 而且严重胁迫下由于叶绿体水平的破坏而限制光合活性(Boyer, 1997; Lawlor, 2002)。大量研究表明, 干旱会引起红砂净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的显著变化; 红砂的净光合速率日变化表现出了典型的双峰曲线型, 尤其是在水分充足和中度干旱胁迫下; 然而在重度干旱胁迫下净光合速率的日变化趋向于单峰曲线型(徐莉等, 2005; 贾荣亮等, 2006)。刘玉冰等(2006)研究发现水分胁迫导致了红砂净光合速率(P_n)的下降, 但内在水分利用效率(WUE)随着干旱程度却明显提高。PS II 的最大光化学效率(F_v/F_m)和非循环式电子传递效率(Φ_{PSII})随着干旱程度的增加而减小, 并表现出午间光抑制现象, 但激发能量的耗散能力随着干旱程度的增加在胁迫植物中维持更高水平, 表明依赖于叶黄素循环的热能耗散机制也起重要的作用。周生荟等(2010)也指出红砂采取了依赖于叶黄素循环的热能耗散和 PS II 反应中心可逆失活两种保护机制完成光抑制以抵御干旱对光合机构造成的破坏作用。严巧娣等(2012)研究发现红砂主要是通过维持较高净光合速率和较高蒸腾速率来适应干旱胁迫环境。周海燕等(2012)研究发现红砂的光