

基于叶片显微结构综合评价 杏不同品种(系)的抗旱性

张俊环, 张美玲, 杨丽, 姜凤超,
于文剑, 王玉柱, 孙浩元*

(北京市农林科学院林业果树研究所·国家林业和草原杏工程技术研究中心·
农业农村部华北都市农业重点实验室, 北京 100093)

摘要:【目的】探究杏不同品种间叶片解剖结构特征的差异, 并据此进行抗旱性指标的筛选和综合评价, 为杏抗旱性资源的高效筛选和利用提供方法。【方法】以10个抗旱性不同的杏品种(系)为材料, 采用石蜡切片以及扫描电镜技术观察比较其叶片的解剖结构, 测定叶片厚度、上表皮细胞厚度、下表皮细胞厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度、叶片结构紧密度和疏松度以及叶片下表皮气孔密度共9项叶片结构指标。运用主成分分析法和隶属函数法综合评价10个杏品种(系)的抗旱能力。【结果】叶片解剖结构在品种间表现出不同程度的差异性, 9个抗旱性指标在10个品种(系)间有较大差异, 变异系数在10.73%~34.58%, 灵敏度较高。通过主成分分析选取栅栏组织厚度、叶片厚度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度、叶片结构紧密度和下表皮厚度这5个指标作为评价杏资源抗旱性的有效指标。对10个杏品种(系)的5项抗旱性特征指标的隶属函数值累加并求均值, 该值越大代表抗旱能力越强。10个杏品种(系)的抗旱能力排序为: 青密沙>G 4-25>皮乃孜>骆驼黄>串枝红>G 4-43>G 4-40>G 4-26>红金榛>大优佳。【结论】通过对叶片解剖结构数据的主成分分析和隶属函数值计算, 评价并筛选到抗旱性相对较强的杏品种有青密沙、皮乃孜、骆驼黄、串枝红等, 研究结果可为其他杏资源的抗旱性评价、筛选和科学利用提供参考。

关键词:杏; 叶片; 显微结构; 抗旱性

中图分类号:S662.2

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2023)11-2381-10

Comprehensive evaluation of drought resistance of different apricot cultivars (lines) based on leaf microstructure

ZHANG Junhuan, ZHANG Meiling, YANG Li, JIANG Fengchao, YU Wenjian, WANG Yuzhu, SUN Haoyuan*

(Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Apricot Engineering and Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration/Key Laboratory of Urban Agriculture (North China), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100093, China)

Abstract:【Objective】The common apricot (*Armeniaca vulgaris* L.) has 2000 cultivars or genotypes, but there have been few studies on drought resistance among various cultivars. There are also few reports about the evaluation of drought resistance based on leaf anatomical structure in apricot. This study aimed to establish an efficient method for drought-resistance evaluation of apricot plants and to screen out some apricot cultivars with high drought resistance. 【Methods】10 apricot cultivars (accessions) with different drought-resistance were selected as materials. Paraffin sections and scanning electron microscopy were used to study the anatomical structures of leaves. Nine structural parameters were detected, which included leaf thickness (LT), thickness of upper and lower epidermis (TUE, TLE), thickness

收稿日期:2023-05-09 接受日期:2023-08-17

基金项目:北京市自然科学基金项目(6232011);北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX20230118);北京市农林科学院科研创新平台建设项目(PT2023-9)

作者简介:张俊环,女,副研究员,博士,主要从事杏资源评价、育种及栽培技术研究。Tel:18510158719,E-mail:zhang_junhuan@163.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:13691419570,E-mail:sunhyhnus@126.com

of palisade tissue (TP), thickness of spongy tissue (TS), ration of palisade and spongy (P/S), tightness of leaf tissue structure (TLTS), looseness of leaf tissue structure (LLTS), and SD. Based on these data, principal component analysis and subordinate function method were used to analyze the drought resistance of 10 apricot cultivars (accessions). 【Results】 There were great differences in leaf anatomical structure among different cultivars (lines). The smallest value of LT was 111.1 μm , and the largest LT was 222.5 μm . The TP and TS varied from 16.0 μm to 63.6 μm and from 52.8 μm to 90.0 μm , respectively. The P/S value ranged from 0.30 to 0.81. The thickness of the upper epidermal cells was higher than that of the lower epidermal cells, and the variation ranges of these two indexes were 27.7–39.7 μm and 13.4–21.8 μm , respectively. TLTS and LLTS ranged from 14.4% to 31.3% and from 40.5% to 54.9%, respectively. Scanning electron microscopy (SEM) revealed that the stomata in apricot leaves were only distributed in the lower epidermis. Obvious difference of SD among 10 cultivars (accessions) was also observed. Luotuo huang had the highest stomata density (396 per μm^2) and G 4-25 had the lowest (102 per μm^2), and the coefficient of variation among the 10 cultivars (lines) was 34.00%. Among the nine parameters, the coefficient of variation was in the order of TP>SD>P/S>TLTS>LT>TS>TLSR>TUE. The TP showed the largest difference among cultivars, with a coefficient of variation of 34.58%, while the TUE and LLTS showed little difference, with a coefficient of variation of 10.73% and 11.71%, respectively. The coefficient of variation for these 9 parameters ranged from 10.73% to 34.58%, which indicates that the anatomical structure change of apricot leaves sensitively responds to environment conditions. These parameters could be used to evaluate the drought resistance of different cultivars of apricot. Principal component analysis method was used to screen the crucial indicators. According to the criterium of the factor characteristic value greater than 1 and the cumulative contribution rate greater than 80%, the first two principal components were extracted out. The contribution rates of the first and second principal components were 49.61% and 30.65%, respectively, and the cumulative contribution rates of the first two principal components reached 80.26%, which could well retain most information of the nine parameters. For the first two principal components, there were difference in the load values of each parameter. The greater the load value, the greater the contribution rate to the principal component, and the more effective for evaluating drought resistance. In the first principal component, the loading values of TP, LT, P/S and TLTS, which the photosynthetic capacity and drought resistance of plant leaves, were higher than 0.8. In the second principal component, the load value of TLE, which reflects the protective characteristics of plant leaves, was the largest. By principal component analysis, TP, LT, P/S, TLTS and TLE were selected as the typical parameters to evaluate drought resistance of apricot. There is no consistent correlation between the anatomical parameters of apricot leaves and drought resistance. In order to avoid the limitation of a single parameter, the membership function analysis method was used for comprehensive evaluation. According to the results of principal component analysis, five parameters (TP, LT, P/S, TLTS and TLE) were determined as the typical indexes to evaluate the drought resistance of apricot resources. The membership function method was further used to calculate these five characteristic parameters, and the membership function values of the five parameters related to drought resistance of the 10 apricot cultivars (accessions) were accumulated and the mean values were calculated. The higher the value, the stronger the drought resistance. The drought resistance among the 10 apricot cultivars (accessions) was in the order of Qingmisha>G 4-25>Pinaizi>Luotuo huang>Chuanzihong>G 4-43>G 4-40>G 4-26>Hongjinzen>Dayoujia. 【Conclusion】 The drought resistance of 10 apricot cultivars (accessions) was comprehensively evaluated. Five parameters of anatomical structure were selected as the main indexes to evaluate the drought resistance of apricot,

including leaf thickness (LT), palisade tissue thickness (TP), ration of palisade/spongy (P/S), tightness of leaf tissue structure (TLTS), and thickness of lower epidermis (TLE). With the mean value of five typical index membership functions >0.8 as the reference threshold, we found several cultivars (accessions) such as Qingmisha, G4-25, Pinaizi, Luotuohuang and Chuanzhihong had strong drought resistance. These results provide method for the evaluation of drought resistance and for screening and scientific utilization of apricot germplasm resources.

Key words: Apricot; Leaf; Anatomical structure; Drought resistance

随着全球经济发展和气候的不断变化,水资源短缺现象日趋严重,干旱地区逐年扩大,干旱化程度逐渐加重,干旱给果树生产带来了较大挑战,抗旱性研究已成为农业研究领域重点关注的问题。抗旱性是由多基因控制的数量遗传性状,是在形态结构、生理和生化等各方面综合表现的遗传特性。叶片作为植物进行光合作用和蒸腾作用的主要器官,对水分感知较为灵敏,干旱处理能够使杏叶片下表皮的气孔数量和密度增加,叶片的栅栏组织和海绵组织变得紧凑,叶片厚度减小^[1]。研究表明,植物的抗旱性强弱与叶片结构密切相关,并把叶片厚度、中脉厚度、栅栏组织厚度、气孔密度、叶片上下表皮厚度、海绵组织厚度、栅海比、栅栏组织结构紧密度、海绵组织结构疏松度等叶片解剖结构特征参数作为植物抗旱性评价的重要指标。但是,不同植物种类用来进行抗旱性评价的有效叶片结构特征参数不同。叶片厚度、上(下)角质层厚度、栅栏组织厚度和叶片结构紧密度可作为紫叶李、紫丁香、旱柳、木槿4种园林植物抗旱性综合评价的主要指标^[2]。叶片厚度、气孔开度、栅海比是岑软系列油茶抗旱性评价的主要叶片结构特征参数^[3],王新语等^[4]在绣球上的试验数据证实,叶片整体厚度与不同品种抗旱性强弱密切相关,抗旱性强的植物一般都具有发达的栅栏组织。

不同植物种间、品种间的抗旱性通常都有较大的差异。对苹果^[5]、板栗^[6]、薄壳山核桃^[7]、葡萄砧木^[8]、甘薯^[9]等植物的抗旱性研究表明,不同品种间的抗旱性差异性较大。杏树是较为抗旱、耐瘠薄、适应性强的果树种类,果实营养价值高,树体生态涵养功能强。有研究表明,山杏、大扁杏(仁用杏)、普通杏等杏树主栽种间的抗旱性有着显著的差异^[10-11]。作为栽培面积最大、包含品种最多的普通杏,各品种间的抗旱性研究鲜见报道,基于叶片解剖结构对杏不同品种进行抗旱性分析的研究也未见相关文献报道。因此,笔者选取干旱条件下叶片表现明显不同

的10个典型杏品种(系),对其叶片解剖结构进行观测分析,并通过隶属函数法综合评价其抗旱性,旨在提供一些关于杏抗旱栽培和抗旱育种方面的理论依据,为筛选抗旱性杏种质资源提供技术参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料于2022年6月21日取自北京市农林科学院林业果树研究所杏资源圃,资源圃土壤含水量为15.5%,处于干旱状态,杏树的正常生长发育要求果园土壤含水量在18%~20%之间。用于试验的各品种为田间叶片表现卷叶或平展状况不同的两种类型,包括4个普通杏品种骆驼黄、串枝红、红金榛和青密沙及红金榛和青密沙杂交F₁群体中的4个株系G 4-25、G 4-26、G 4-40、G 4-43,还有2个普通杏变种李光杏类型皮乃孜和大优佳杏。串枝红、红金榛、G 4-26、G 4-43和大优佳这5个品种的叶片表现为卷叶状态,骆驼黄、青密沙、G 4-25、G 4-40和皮乃孜这5个品种的叶片为平展状态。各品种的砧木均为山杏。选取向阳方向当年生新梢中部的成熟叶片,将叶片避开叶脉切成(2~3)mm × (1~2)mm(长×宽)的组织块,每个品种10个重复样本,分别放入FAA固定液(用于制作石蜡切片)和2.5%的戊二醛电镜固定液中进行抽气,待样品无气泡产生、全部沉入底部后,常温固定24 h以上,转入4 °C下保存备用。

1.2 叶片解剖结构观测

采用石蜡切片法对试验样本包埋处理。将叶片组织块从固定液中取出,依次进行乙醇脱水→透明→浸蜡→包埋→切片处理,切片厚度为4 μm,然后65 °C烤片1 h,最后番红-固绿染色,树脂胶封片。由Pannoramic MIDI切片扫描仪扫描拍照,Case Viewer切片扫描软件进行观察和测定叶片厚度(leaf thickness, LT)、上表皮厚度(thickness of upper epidermis, TUE)、下表皮厚度(thickness of lower epidermis,

TLE)、栅栏组织厚度(thickness of palisade tissue, TP)与海绵组织厚度(thickness of spongy tissue, TS)等指标,并根据测量指标计算叶片组织结构紧密度(tightness of leaf tissue structure, TLTS)、叶片组织结构疏松度(looseness of leaf tissue structure, LLTS)和栅海比(P/S)。叶片组织结构紧密度是栅栏组织厚度占叶片厚度的百分比,叶片组织结构疏松度是海绵组织厚度占叶片厚度的百分比,栅海比是栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值。

1.3 叶片气孔特征和密度观测

采用扫描电镜进行叶片表皮气孔特征观察。从固定液中取出叶片组织样品,按70%乙醇→85%乙醇→95%乙醇→100%乙醇→100%乙醇→乙醇:乙酸异戊酯(3:1)→乙醇:乙酸异戊酯(1:1)→乙醇:乙酸异戊酯(1:3)→100%乙酸异戊酯的梯度进行脱水,每级15~30 min(溶剂含量大于材料20倍)。后将材料放入Quorum K850临界点干燥仪中进行干燥,用导电胶粘在样品台上,使用HITACHI MC1000离子溅射仪进行喷金镀膜。将镀膜后的样品置于HITACHI Regulus 8100扫描电镜舱内,进行观察并拍照。每个品种的组织样品观察5~8片。

气孔密度(stomatal density, SD)计算,在Adobe Photoshop CS6下,从照片上随机选择5个 $1\text{ }\mu\text{m}^2$ 的区域,人工计数每个区域的气孔数,取其平均值,并计算其标准差。

1.4 抗旱性评价

利用主成分分析法和隶属函数法对各品种(系)抗旱性进行评价,参考宋捷和田青^[2]在园林植物上的研究方法,先计算每个品种所有单一指标的隶属函数值,再计算不同品种所有指标的平均隶属函数值,平均隶属函数值的大小,分别代表抗旱性的强弱。与抗旱性呈正相关的指标的隶属函数值用公式

$X=(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ 计算,与抗旱性呈负相关的指标的隶属函数值用公式 $X=1-(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ 计算,式中 X 表示某一品种(系)某一指标的测定值, X_{\min} 表示10个品种(系)中某一指标的最小值, X_{\max} 表示10个品种(系)中某一指标的最大值。

1.5 数据处理

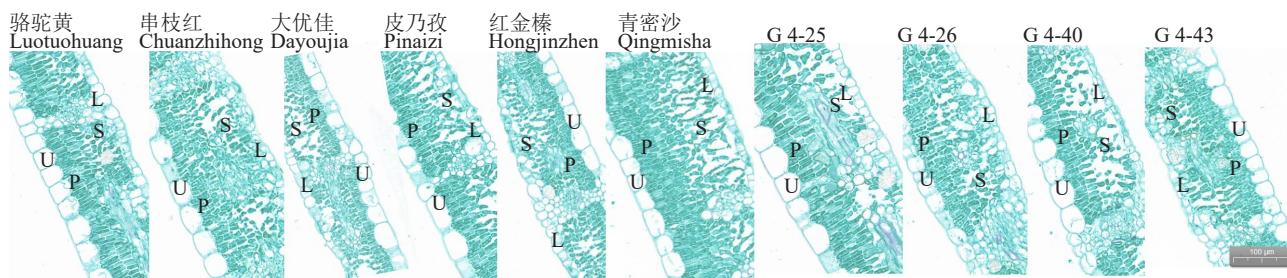
利用Excel 2019和SPSS 20.0软件对数据进行统计、处理和作图,对不同品种(系)的杏叶片解剖结构特征数据进行单因素方差分析和主成分分析。

2 结果与分析

2.1 不同杏品种(系)的叶片解剖结构变化

对10个杏品种(系)叶片横切面结构的比较分析表明,不同杏品种(系)叶肉组织解剖结构组成是相似的,其横切面结构由上表皮、栅栏组织、海绵组织、下表皮以及维管束组织组成(图1)。上、下表皮细胞均为一层,细胞较大;栅栏组织紧挨着上表皮,由1~2层长柱形细胞构成,排列较为紧密;海绵组织位于栅栏组织与下表皮之间,细胞为短柱形,排列不规则且胞间隙较大;叶脉维管束由木质部、韧皮部和形成层构成,外部由薄壁细胞构成的维管束鞘细胞包围。

由图1和表1可知,不同品种(系)的叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度与海绵组织厚度、叶片组织结构紧密度、叶片组织结构疏松度和栅海比等结构参数都存在较大差异。叶片厚度最小的是大优佳杏,为111.1 μm,最大的是青密沙杏(222.5 μm)。栅栏组织和海绵组织的厚度变幅分别为16.0~63.6 μm、52.8~90.0 μm。栅海比变幅为0.30~0.81。上表皮细胞比对应的下表皮细胞厚,两类表皮细胞在品种间的变异幅度分别为27.7~39.7 μm、12.3~21.8 μm。叶片组织结构紧密度和疏松度的变



U. 上表皮细胞;P. 栅栏组织细胞;S. 海绵组织细胞;L. 下表皮细胞。
U. Upper epidermal cells; P. Palisade cells; S. Spongy cell; L. Lower epidermis cells.

图1 不同品种杏叶片厚度和解剖结构的显微观察

Fig. 1 The microscopic observation of leaf thickness and anatomical structure of apricot

幅分别为14.4%~31.6%、37.4%~54.9%。这8个参数中,变异系数由大到小排序为TP>P/S>TLTS>LT>TS>TLE>LLTS>TUE,栅栏组织厚度在品种间的差异最大,变异系数为34.58%,而上表皮细胞厚度和组织结构疏松度差异较小,变异系数分别为10.73%和11.71%。由表1还可以看出,除了栅海

比、组织结构紧密度和疏松度,其余5个参数指标均是青密沙杏数值最大,而大优佳杏的叶片各参数值都相对较小。与此相对应的是,青密沙杏的叶片表现为平展状态,大优佳杏的叶片呈翻卷状。

通过扫描电镜观察,杏叶片的气孔只分布于下表皮,椭圆形或近圆形,气孔器由2个肾形保卫细胞

表1 不同杏品种(系)叶片解剖结构比较

Table 1 Comparisons of leaf anatomical structures of different apricot cultivars (accessions)

品种(系) Cultivars (accessions)	LT/ μm	TP/ μm	TS/ μm	P/S	TUE/ μm	TLE/ μm	TLTS/%	LLTS/%
骆驼黄 Luotuohuang	165.1 \pm 3.19 d	51.7 \pm 1.55 b	67.2 \pm 3.45 bcd	0.77 \pm 0.02 ab	32.3 \pm 1.61 cd	12.3 \pm 1.07 f	31.3 \pm 1.39 a	40.7 \pm 2.61 cd
串枝红 Chuanzihong	187.0 \pm 7.37 c	44.9 \pm 2.90 c	83.4 \pm 4.39 a	0.54 \pm 0.02 e	37.2 \pm 2.56 ab	19.7 \pm 0.50 ab	24.0 \pm 2.00 b	44.7 \pm 3.86 bc
大优佳 Dayoujia	111.1 \pm 1.32 h	16.0 \pm 1.90 e	52.8 \pm 1.29 e	0.30 \pm 0.03 f	32.1 \pm 2.40 cd	17.8 \pm 1.80 bcd	14.4 \pm 1.61 d	47.5 \pm 1.56 b
皮乃孜 Pinaizi	161.5 \pm 2.58 de	51.1 \pm 2.59 b	68.7 \pm 7.36 bc	0.75 \pm 0.04 abc	35.0 \pm 1.41 bc	15.3 \pm 1.27 de	31.6 \pm 1.16 a	42.5 \pm 3.89 c
红金榛 Hongjinzen	142.2 \pm 1.69 g	29.2 \pm 3.34 d	59.4 \pm 3.24 de	0.49 \pm 0.04 e	30.1 \pm 0.67 d	15.3 \pm 1.06 de	20.5 \pm 2.37 bc	41.8 \pm 2.67 cd
青密沙 Qingmisha	222.5 \pm 3.52 a	63.6 \pm 1.97 a	90.0 \pm 1.23 a	0.71 \pm 0.02 bc	39.7 \pm 1.86 a	21.8 \pm 2.27 a	28.6 \pm 1.28 a	40.5 \pm 1.04 cd
G 4-25	197.9 \pm 9.73 b	60.2 \pm 3.05 a	73.9 \pm 2.83 b	0.81 \pm 0.01 a	36.1 \pm 3.19 abc	17.0 \pm 0.82 cd	30.5 \pm 2.59 a	37.4 \pm 2.72 d
G 4-26	162.6 \pm 5.75 de	29.1 \pm 1.62 d	89.3 \pm 6.61 a	0.33 \pm 0.02 f	31.9 \pm 4.12 cd	18.4 \pm 1.60 bc	17.9 \pm 0.48 cd	54.9 \pm 2.34 a
G 4-40	144.7 \pm 4.07 fg	43.6 \pm 5.86 c	64.4 \pm 2.91 cd	0.68 \pm 0.09 cd	36.2 \pm 2.41 abc	13.4 \pm 0.57 ef	30.1 \pm 3.65 a	44.5 \pm 0.86 bc
G 4-43	154.1 \pm 7.35 ef	43.5 \pm 1.85 c	69.2 \pm 4.16 bc	0.63 \pm 0.06 d	27.7 \pm 3.16 d	15.3 \pm 1.65 de	28.3 \pm 2.56 a	44.9 \pm 1.81 bc
变异系数 Variation coefficient/%	18.72	34.58	17.97	31.60	10.73	17.36	24.28	11.71

注:LT. 叶片厚度;TP. 栅栏组织厚度;TS. 海绵组织厚度;P/S. 栅海比;TUE. 上表皮厚度;TLTS. 叶片组织结构紧密度;LLTS. 叶片组织结构疏松度。同一列后不同小写字母表示差异显著($p<0.05$)。下同。

Note: LT. Leaf thickness; TP. Thickness of palisade tissue; TS. Thickness of spongy tissue; P/S. Ration of palisade/spongy; TUE. Thickness of upper epidermis; TLTS. Thickness of lower epidermis; LLTS. Tightness of leaf tissue structure; LLTS. Looseness of leaf tissue structure. Different small letters in the same column indicate significant difference ($p<0.05$). The same below.

构成(图2)。由表2可知,不同品种(系)的气孔密度表现出较大差异。气孔密度最大的是骆驼黄杏,为396个· μm^2 ,最小的是G 4-25,气孔密度为102个· μm^2 ,前者是后者的3.88倍。气孔密度在10个品种(系)间的变异系数较高,为34.00%。这10个品种的气孔密度基本可以分为高、中、低3类,图2显示分属于不同气孔密度等级的3个代表品种的气孔特征。大多为中等水平,气孔密度为218~269个· μm^2 ,包括7个品种(系),高密度(396个· μm^2 左右)的仅1个品种,低密度(102~135个· μm^2)的有2个品系。

2.2 基于叶片解剖结构的主成分分析

以上研究结果表明,10个杏品种(系)在LT、

TP、TS、P/S、TUE、TLE、TLTS、LLTS 和 SD 这9个指标上均有较大的差异,其变异系数为10.73%~34.58%,表明植物叶片的解剖结构均具有较高的灵敏度,可用来评价杏不同品种(系)的抗旱性。但有时运用过多密切相关的指标进行评价不仅不利于揭示类型特征,还可能产生认识上的偏差,因此,笔者在本研究中进一步运用主成分分析法对9项指标进行筛选,根据因子特征值大于1和累计贡献率 $\geq 80\%$ 的原则抽取主成分,再根据每个指标的载荷量、贡献率及变异系数筛选出具有代表性的指标。由表3可见,第1主成分和第2主成分的贡献率分别为49.61%和30.65%,前2个主成分的累积贡献率达到

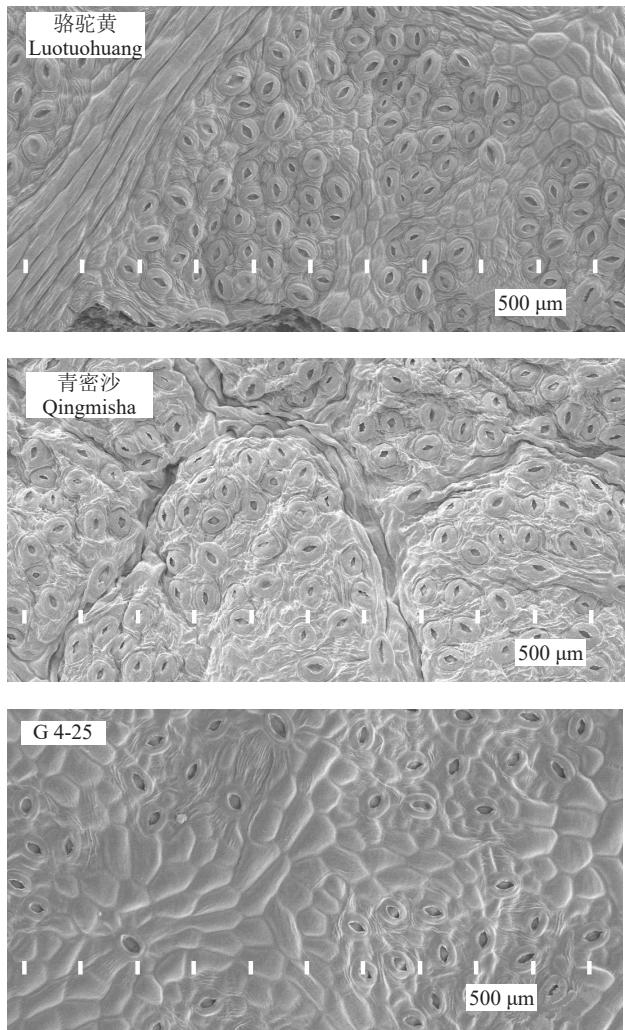


图2 杏叶片下表皮气孔密度差异

Fig. 2 Difference in stomatal density in lower epidermis of apricot leaves

表2 不同杏品种(系)叶片气孔密度的比较

Table 2 Comparisons of stomatal density in leaves of different apricot cultivars (accession)

品种(系) Cultivars (accessions)	气孔密度 Stomatal density/ (Number·μm ⁻²)
骆驼黄 Luotuohuang	396±49 a
串枝红 Chuanzhihong	248±19 b
大优佳 Dayoujia	269±23 b
皮乃孜 Pinaizi	218±50 b
红金榛 Hongjinzen	240±22 b
青密沙 Qingmisha	244±60 b
G 4-25	102±6 c
G 4-26	135±6 c
G 4-40	247±33 b
G 4-43	262±39 b
变异系数 Variation coefficient/%	34.00

表3 方差贡献率及特征值分析

Table 3 Analysis of variance contribution rate and eigenvalue

成分 Composition	初始特征值 Initial eigenvalue		
	总计 Total	贡献率 Proportion/%	累积贡献率 Cumulative/%
1	4.47	49.61	49.61
2	2.76	30.65	80.26
3	0.68	7.60	87.87
4	0.65	7.24	95.11
5	0.36	4.00	99.11
6	0.07	0.81	99.92
7	0.01	0.07	100.00
8	0.00	0.00	100.00
9	0.00	0.00	100.00

80.26%,能较好地保留9个指标的大部分信息,因此提取前2个主成分。

由表4和图3可以看出,各指标在2个主成分的荷载值差异较大,荷载值越大表明其对主成分的贡献率越大,越能作为评价抗旱性的重要依据。第1主成分中,栅栏组织厚度(TP)、叶片厚度(LT)、栅海比(P/S)和组织结构紧密度(TLTS)的荷载值较大,均高于0.8,这些指标反映了植物叶片的光合能力和抗旱能力;第2主成分中叶片下表皮厚度(TLE)的荷载值较大,反映了植物叶片的保护性能特征。通过主成分分析,选取TP、LT、P/S、TLTS和TLE这5个指标作为评价杏抗旱性的典型指标。

表4 主成分荷载矩阵表

Table 4 Principal components matrix

因素 Factor	成分 Composition	
	1	2
栅栏组织厚度 TP	0.989	-0.076
叶片厚度 LT	0.879	0.413
栅海比 P/S	0.873	-0.469
组织紧密度 TLTS	0.832	-0.468
组织疏松度 LLTS	-0.704	0.477
上表皮厚度 TUE	0.687	0.387
下表皮厚度 TLE	0.156	0.895
海绵组织 TS	0.508	0.736
气孔密度 SD (stomatal density)	-0.103	-0.651

2.3 基于叶片结构对不同杏品种(系)抗旱性的综合评价

杏树叶片各解剖结构参数与抗旱性之间并没有绝对一致的相关性,采用单一指标不能客观、全

面地反映植物的抗旱能力,因此需要采用多个指标进行综合评价。为了防止单一指标的局限性,利用隶属函数法进行综合评价。根据主成分分析结果,确定TP、LT、P/S、TLTS和TLE这5个指标作为评价杏抗旱性的典型指标,进一步采用隶属函数法对这5个特征参数进行计算,对10个杏品种(系)的5项抗旱性指标的隶属函数值累加并求均值,综合评价杏资源的抗旱能力,结果见表5。比

较不同杏品种的抗旱性隶属函数均值,该值越大代表抗旱能力越强。由表5可知,10个杏品种(系)的抗旱能力强弱依次为青密沙>G 4-25>皮乃孜>骆驼黄>串枝红>G 4-43>G 4-40>G 4-26>红金榛>大优佳。叶片表现为平展状态的品种一般抗旱能力较强,除了G 4-40外,其余4个叶片平展的品种的抗旱能力排在前4位,卷叶品种的抗旱能力相对较弱。

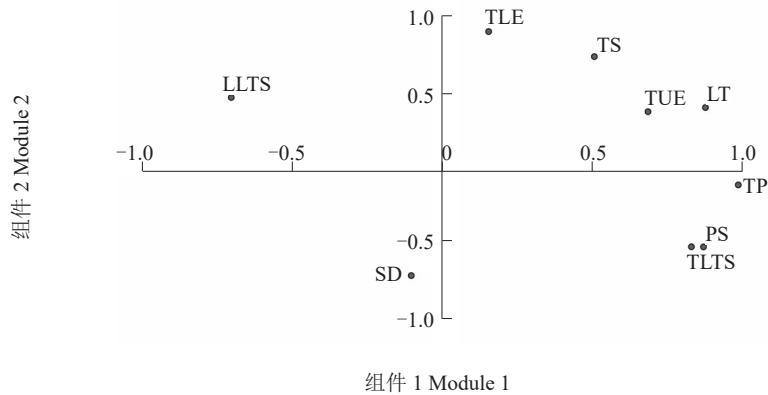


图3 杏抗旱相关指标组件图

Fig. 3 Diagram of apricot drought resistance index component

表5 杏叶片5个典型指标隶属函数值及抗旱性综合评价

Table 5 Membership function values of five representative indexes of apricot leaves and comprehensive evaluation of drought resistance

品种(系) Cultivars (accessions)	LT	TP	P/S	TL	TLTS	隶属函数均值 Mean of membership function	抗旱能力排序 Ranking of drought resistance
骆驼黄 Luotuohuang	0.48	0.75	0.92	0.00	0.98	0.63	4
串枝红 Chuanzhihong	0.68	0.61	0.47	0.78	0.56	0.62	5
大优佳 Dayoujia	0.00	0.00	0.00	0.58	0.00	0.12	10
皮乃孜 Pinaizi	0.45	0.74	0.88	0.31	1.00	0.68	3
红金榛 Hongjinzen	0.28	0.28	0.37	0.31	0.36	0.32	9
青密沙 Qingmisha	1.00	1.00	0.80	1.00	0.82	0.92	1
G 4-25	0.78	0.93	1.01	0.49	0.93	0.83	2
G 4-26	0.46	0.28	0.05	0.64	0.21	0.33	8
G 4-40	0.30	0.58	0.74	0.12	0.91	0.53	7
G 4-43	0.39	0.58	0.65	0.32	0.81	0.55	6

3 讨论

3.1 植物的抗旱能力与叶片的组织结构特征密切相关

已有研究表明,植物的抗旱能力与其叶片的组织结构特征密切相关,尤其是叶片的厚度、栅栏组织厚度、气孔特征等对其抗旱性影响较为显著^[5, 12-13]。

植物抗旱性与叶片的厚度密切相关。较厚的叶

片、表皮细胞和栅栏组织可以贮藏更多的水分,从而提高叶片的储水性能,增强耐旱能力^[12-13]。丁祥等^[8]研究指出,不同品种葡萄砧木的叶片厚度有所不同,抗旱性较强的砧木叶片厚度较大,能够抵抗较严重的干旱胁迫。干旱也增加了甘蔗叶片的厚度^[14]。本文研究结果表明,青密沙、G 4-25杏的叶片厚度较大,分别为222.5 μm和197.9 μm,综合评价结果显示二者的抗旱能力分别排在第1和第2位;而大优佳杏

的叶片厚度最小,仅为 $111.1\text{ }\mu\text{m}$,评价结果显示其抗旱能力排在最后的第10位。与此相反,也有研究指出长期干旱减小了番茄幼苗叶片的厚度^[15],番茄幼苗在长期干旱条件下,降低了叶片的气孔导度,减小叶脉宽度和导水性,同时气孔开度减小、叶肉厚度减小。主成分分析表明,叶片的导水率、气孔开度、分支小叶脉密度、叶片厚度与叶肉厚度和叶绿体占比呈正相关,而与栅海比呈负相关。Khan等^[16]通过转录组和叶片解剖结构分析的结果表明,烟草在长期干旱胁迫下,叶片厚度会随着干旱胁迫时间长短发生波动性改变,主要是由于叶片的栅栏组织和海绵组织厚度及其膨胀率发生了变化,干旱处理18 d时,通过诱导与细胞壁重塑(纤维素、扩张蛋白、木葡聚糖)和细胞扩增(生长素响应因子和水通道蛋白)相关基因的差异表达,引起淀粉和蔗糖的代谢、甘油脂类代谢和蛋白质加工能力的增强,最终引起叶片厚度的增加。可见,叶片厚度的变化可能与植物种类、干旱程度和干旱胁迫时间长短等因素有一定的相关性。

栅栏组织内存在大量的叶绿体供植株进行光合作用,叶片栅栏组织越发达,光合能力越强,光合产物的增加能使叶片的水分调节能力增强,植物的抗旱性就越强^[17]。抗旱能力强的品种一般表现为栅栏组织较厚,而气孔密度的变化因物种而异。叶片栅栏组织中存在大量的叶绿体,有利于植物的光合作用,耐旱的苹果品种,维管束细胞数目减少、下表皮细胞间隙减小、气孔数减少,栅栏组织和海绵组织厚度增加^[7]。在文冠果上的研究表明,随着干旱胁迫程度的加剧,气孔变得小而多^[18]。Xso-miR5149通过调节转录因子*XsGTL1*的表达,调控叶片的组织结构和气孔密度的变化,增强文冠果的水分利用效率,提高耐旱性^[19]。Zhu等^[20]在油菜上的研究表明,相对不耐旱类型T88,耐旱品系P287的栅栏组织较厚,气孔密度大,在干旱条件下气孔关闭率高,干旱胁迫解除后叶片的各种生理机能恢复较快。笔者研究的10个杏品种(系)中,青密沙杏的栅栏组织和海绵组织的厚度都最大,综合评价结果也是抗旱能力相应最强,但是气孔密度与抗旱性没有显著的相关性。杏气孔特征的相关性结果与解斌等^[21]在梨砧木上的研究结果相一致。气孔密度的变化与抗旱性的关系在苹果、梨砧木、杏和油菜等不同植物种类中的研究结果各不相同,可能是不同物种通过气孔调节

抗旱性的机制不同,有待于进一步研究。

3.2 抗旱性评价指标的选择

不同物种选用的抗旱性评价指标有所不同,但叶片厚度、栅栏组织厚度、下表皮厚度是评价植物抗旱性通常选用的参数。宋捷和田青^[2]通过主成分分析,从10个叶片解剖结构参数中选取栅栏组织厚度、叶片厚度、叶片结构紧密度、上(下)角质层厚度等5个参数作为评价4种园林植物抗旱性的指标。郭燕等^[22]经主成分分析从18项指标中筛选出6项典型抗旱指标,即叶片厚度、栅栏组织厚度、单位面积气孔总周长、叶柄长、上表皮细胞厚度和叶脉间距作为评价板栗品种的抗旱性指标。丁祥等^[8]通过对不同葡萄砧木品种叶片解剖结构的观察和分析,选出评价新疆葡萄砧木叶片抗旱性的6个指标,分别为叶片厚度、栅栏组织厚度、角质层厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度、上表皮厚度。马胜等^[23]运用隶属函数法对叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅海比、栅栏组织结构紧密度、海绵组织结构疏松度、中脉厚度、气孔宽度和气孔密度等抗旱相关的叶片解剖结构特征参数的隶属函数值进行累加求平均值,综合评价了马铃薯品种的抗旱能力。笔者通过对杏叶片解剖结构和气孔密度的观察、计算、方差分析、主成分分析等,选取栅栏组织厚度、叶片厚度、栅海比、叶片结构紧密度以及叶片下表皮厚度这5个指标作为评价杏抗旱性的典型指标。王乃江和赵忠^[11]通过对大扁杏、梅杏和山杏4年生幼树的光合作用和抗旱性指标进行比较研究表明,山杏因叶片中的叶绿素、脯氨酸和可溶性糖含量较高而具有较强的抗旱性。刘君娣等^[24]对3个杏品种叶片主要抗旱生理指标进行比较研究,结果表明凯特杏因具有高光效低蒸腾的光合特性,耐旱保水能力最强。笔者在本研究中通过分析确定的评价杏品种抗旱性的叶片结构特征指标均与叶片光合作用、抗旱调节物质合成密切相关。进一步通过对这5个叶片结构特征值进行隶属函数均值的计算,判定10个杏品种(系)的抗旱能力强弱依次为:青密沙>G 4-25>皮乃孜>骆驼黄>串枝红>G 4-43>G 4-40>G 4-26>红金榛>大优佳。这一结果与其在果园干旱条件下叶片的平展与叶片外缘向上卷曲程度的直观特征基本一致,一方面说明了评价结果的准确性,另一方面可实现简单、快速地通过观察叶片特征进行杏品种资源的抗旱性差异的初步评价和筛选。要客观

准确评价某个杏品种(系)的抗旱性,最好在参照本研究结果的前提下,再结合与抗旱相关的生理生化等指标测定综合考虑,以取得更加精准的结果。

4 结 论

笔者在本研究中通过对10个杏品种(系)的抗旱性进行综合评价,从中筛选出叶片厚度、栅栏组织厚度、栅海比、叶片结构紧密度、下表皮厚度等5个指标作为评价杏抗旱能力的主要指标。综合来看,以叶片5个典型指标隶属函数均值 >0.6 作为参考阈值,青密沙、G 4-25、皮乃孜、骆驼黄和串枝红杏等几个品种(系)的抗旱能力较强。

参考文献 References:

- [1] LIU J, DENG J L, TIAN Y. Transcriptome sequencing of the apricot (*Prunus armeniaca* L.) and identification of differentially expressed genes involved in drought stress[J]. *Phytochemistry*, 2020, 171:112226.
- [2] 宋捷,田青.4种园林植物叶片的解剖结构及抗旱性[J].兰州大学学报(自然科学版),2022,58(2):262-269.
SONG Jie, TIAN Qing. Leaf anatomical structures of 4 garden plants and their drought resistance[J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2022, 58(2):262-269.
- [3] 曾雯珺,王东雪.基于叶片解剖结构的岑软系列油茶抗旱性综合评价[J].西南农业学报,2019,32(11):2492-2501.
ZENG Wenjun, WANG Dongxue. Comprehensive evaluation of drought resistance based on leaf anatomical structure of *Camellia oleifera* ‘Cenruan’ series superior clones[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 32(11):2492-2501.
- [4] 王新语,任倩倩,孙纪霞,张英杰,姜良宝,张德顺,张京伟.不同抗旱性绣球品种叶片解剖结构的比较[J/OL].分子植物育种,2022: 1- 7. (2022- 06- 30). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220629.0957.002.html>.
WANG Xinyu , REN Qianqian , SUN Jixia , ZHANG Yingjie , JIANG Liangbao , ZHANG Deshun , ZHANG Jingwei . Comparison on leaf anatomical structure of different drought-resistant *Hydrangea* varieties[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2022 : 1- 7. (2022- 06- 30). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220629.0957.002.html>.
- [5] HAJNAJARI H, AKBARI H, ABDOSSI V. Genesis of ultra-specialized histology with stable traits in mesophyll of drought tolerant apple cultivars[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 249: 168-176.
- [6] 郭燕,张树航,李颖,张馨方,王广鹏.中国板栗238份品种(系)叶片形态、解剖结构及其抗旱性评价[J].园艺学报,2020,47(6):1033-1046.
GUO Yan, ZHANG Shuhang, LI Ying, ZHANG Xinfang, WANG Guangpeng. Studies on the leaf morphology, anatomical structure and drought resistance evaluation of 238 Chinese chestnut varieties (strains)[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(6): 1033-1046.
- [7] 王兆成,王磊,周梦钰,何明,毕慧慧,葛翔,沈军城,傅松玲.3个薄壳山核桃品种叶片结构特征和枝条导水功能比较[J].植物资源与环境学报,2021,30(3):38-45.
WANG Zhaocheng, WANG Lei, ZHOU Mengyu, HE Diming, BI Huihui, GE Xiang, SHEN Juncheng, FU Songling. Comparison on leaf structure characteristics and branch hydraulic function of three *Carya illinoiensis* cultivars[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2021, 30(3):38-45.
- [8] 丁祥,钟海霞,王西平,宋军阳,吴久赟,刘国宏,张付春,胡鑫,潘明启,伍新宇.新疆葡萄砧木叶片解剖结构观察及抗旱性评价[J/OL].分子植物育种,2022: 1-18. (2022-04-29). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220429.1131.010.html>.
DING Xiang, ZHONG Haixia, WANG Xiping, SONG Junyang, WU Jiayun, LIU Guohong, ZHANG Fuchun, HU Xin, PAN Mingqi, WU Xinyu. Observation on leaf anatomical structure and evaluation of drought resistance of grape rootstocks in Xinjiang[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2022:1-18. (2022-04-29). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220429.1131.010.html>.
- [9] 张海燕,解备涛,姜常松,冯向阳,张巧,董顺旭,汪宝卿,张立明,秦桢,段文学.不同抗旱性甘薯品种叶片生理性状差异及抗旱指标筛选[J].作物学报,2022,48(2):518-528.
ZHANG Haiyan, XIE Beitao, JIANG Changsong, FENG Xiangyang, ZHANG Qiao, DONG Shunxu, WANG Baoqing, ZHANG Liming, QIN Zhen, DUAN Wenxue. Screening of leaf physiological characteristics and drought-tolerant indexes of sweetpotato cultivars with drought resistance[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(2):518-528.
- [10] 董英山,郝瑞,林凤起.西伯利亚杏普通杏东北杏抗旱性研究[J].北方园艺,1990(S1):39-40.
DONG Yingshan, HAO Rui, LIN Fengqi. Study on drought resistance of Siberian apricot common apricot in northeast China[J]. *Northern Horticulture*, 1990(S1):39-40.
- [11] 王乃江,赵忠.三种杏抗旱生理特性比较研究[J].西北林学院学报,2001,16(1):1-4.
WANG Naijiang, ZHAO Zhong. Comparison of drought resistance and photosynthesis of three apricot varieties[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2001, 16(1):1-4.
- [12] LI Z Y, LI H Y, SHI W G, LI X Y, LIU L. Progress in relationship between anatomical structures of vegetative organs and drought resistance in forage germplasm resources[J]. *Animal Husbandry and Feed Science*, 2010, 2(2):45-48.
- [13] 秦茜,朱俊杰,关心怡,于天卉,曹坤芳.七个甘蔗品种叶片解剖结构特征与光合能力和耐旱性的关联[J].植物生理学报,2017,53(4):705-712.
QIN Xi, ZHU Junjie, GUAN Xinyi, YU Tianhui, CAO Kunfang. The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(4):705-712.
- [14] JÚNIOR S O M, ANDRADE J R, DOS SANTOS C M, SILVA J

- A C, DOS SANTOS K P O, SILVA J V, ENDRES L. Leaf thickness and gas exchange are indicators of drought stress tolerance of sugarcane[J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2019, 31(1):29-38.
- [15] LI S, HAMANI A K M, ZHANG Y Y, LIANG Y P, GAO Y, DUAN A. Coordination of leaf hydraulic, anatomical, and economical traits in tomato seedlings acclimation to long-term drought[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21:536.
- [16] KHAN R, MA X H, HUSSAIN Q, CHEN K L, FAROOQ S, ASIM M, REN X C, SHAH S, SHI Y. Transcriptome and anatomical studies reveal alterations in leaf thickness under long-term drought stress in tobacco[J]. Journal of Plant Physiology, 2023, 281:153920.
- [17] 徐扬,陈小红,赵安玖.川西高原4种苹果属植物叶片解剖结构与其抗旱性分析[J].西北植物学报,2015,35(11):2227-2234.
XU Yang, CHEN Xiaohong, ZHAO Anjiu. Drought resistance evaluation and leaf anatomical structures of four species of *Malus* plants in western Sichuan Plateau[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(11):2227-2234.
- [18] 胡潇予,于海燕,崔艺凡,范思琪,毕泉鑫,李迎超,王利兵.不同种源文冠果叶片气孔分布特征对水分胁迫的响应[J].林业科学,2019,32(1):169-174.
HU Xiaoyu, YU Haiyan, CUI Yifan, FAN Siqi, BI Quanxin, LI Yingchao, WANG Libing. Influence of water stress on leaves stomatal distribution characteristics of yellow horn (*Xanthoceras sorbifolium*)[J]. Forest Research, 2019, 32(1):169-174.
- [19] LI J B, ZHOU X D, XIONG C W, ZHOU H, LI H, RUAN C J. Yellowhorn Xso-miR5149-XsGTL1 enhances water-use efficiency and drought tolerance by regulating leaf morphology and stomatal density[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 237:124060.
- [20] ZHU J C, CAI D F, WANG J P, CAO J H, WEN Y C, HE J P, ZHAO L, WANG D G, ZHANG S F. Physiological and anatomical changes in two rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes under drought stress conditions[J]. Oil Crop Science, 2021, 6(2): 97-104.
- [21] 解斌,李俊豪,景淑怡,李舒然,郝瑞杰,李六林.2种梨砧木叶片光合与气孔形态特征研究[J].经济林研究,2019,37(2):126-133.
XIE Bin, LI Junhao, JING Shuyi, LI Shuran, HAO Ruijie, LI Liulin. Characteristics of photosynthesis and stomatal morphology in leaves from two species of pear rootstocks[J]. Non-Wood Forest Research, 2019, 37(2):126-133.
- [22] 郭燕,张树航,李颖,张馨方,王广鹏.基于叶片解剖结构的京津冀主栽板栗品种抗旱性评价[J].核农学报,2021,35(8):1771-1782.
GUO Yan, ZHANG Shuhang, LI Ying, ZHANG Xinfang, WANG Guangpeng. Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structure of major chestnut cultivars in Beijing-Tianjin-Hebei region[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(8):1771-1782.
- [23] 马胜,齐恩芳,文国宏,李掌,曲亚英,郑永伟,白永杰,贾小霞.基于叶片显微结构综合评价马铃薯不同品种的抗旱性[J].中国马铃薯,2021,35(6):500-506.
MA Sheng, QI Enfang, WEN Guohong, LI Zhang, QU Yaying, ZHENG Yongwei, BAI Yongjie, JIA Xiaoxia. Comprehensive evaluation of drought resistance of different potato varieties based on leaf microstructure[J]. Chinese Potato Journal, 2021, 35 (6):500-506.
- [24] 刘君娣,王有科,贺春燕,范慧萍.三个杏品种叶片主要抗旱生理指标的比较[J].甘肃农业大学学报,2007,42(6):71-75.
LIU Jundi, WANG Youke, HE Chunyan, FAN Huiping. Comparison of the drought-resistance among three apricot cultivars based on main physiological indexes of leaves[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2007, 42(6):71-75.