

网络出版时间:2021-05-17 11:30 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2021.11.018
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20210517.1034.003.html

基于叶片解剖结构的 12 个杨树无性系抗旱性分析

王烟霞,樊军锋,程玮哲,高建社,周永学

(西北农林科技大学 林学院,陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】基于叶片解剖结构对 12 个杨树无性系进行抗旱能力评价,为杨树新品种选育和资源利用提供理论依据。【方法】以杨树无性系 84K、I-101、107、A23、A39、A50、A54、La、Pa、Qg、Ta 和 Ti 的 1 年生扦插苗成熟叶片为材料,通过常规石蜡切片法制作切片,在 Motic 光学显微镜下观测角质层厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度和叶片组织结构紧密度(CTR)等 7 项抗旱性结构指标,运用单因素方差分析比较各无性系间这 7 个指标的差异,采用相关性分析评判各指标间的关联程度,运用主成分分析筛选影响抗旱性的主要指标,最后用模糊数学的隶属函数法对 12 个杨树无性系的抗旱性进行综合评价。【结果】12 个杨树无性系的 7 项抗旱性指标之间差异较大,叶片角质层厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度和 CTR 分别为 $1.94 \sim 17.07 \mu\text{m}$ 、 $5.82 \sim 26.23 \mu\text{m}$ 、 $3.28 \sim 18.96 \mu\text{m}$ 、 $39.62 \sim 201.59 \mu\text{m}$ 、 $496.99 \sim 1\,712.35 \mu\text{m}$ 、 $25.53 \sim 86.94 \mu\text{m}$ 和 $27\% \sim 66\%$,变异系数分别为 40.11%、49.02%、50.08%、39.13%、32.04%、27.87% 和 59.09%。相关性分析结果显示,除角质层厚度与上表皮厚度、下表皮厚度、主脉厚度、CTR 之间以及下表皮厚度与栅栏组织厚度之间相关性不显著外,其余指标间均呈极显著相关。利用主成分分析筛选出角质层厚度、叶片厚度和 CTR 3 个指标为杨树无性系抗旱性评价的主要指标,最后运用隶属函数法得出 12 个杨树无性系抗旱能力排序为: $A50 > Qg > Ti > A23 > La > 107 > Ta > A54 > I-101 > A39 > 84K > Pa$ 。【结论】叶片解剖结构指标能够较好地反映杨树的抗旱特性,可以作为评价杨树无性系抗旱能力的指标。无性系 A50、Qg、Ti、A23 和 La 抗旱性较强,可作为优良杨树无性系进行推广。

【关键词】 杨树;叶片解剖结构;杨树育种;抗旱性

【中图分类号】 S792.11

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2021)11-0147-08

Drought resistances analysis of 12 poplar clones based on leaf anatomical structures

WANG Yanxia, FAN Junfeng, CHENG Weizhe, GAO Jianshe, ZHOU Yongxue

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】The drought resistances of 12 poplar clones were evaluated based on leaf anatomical structures to provide basis for breeding and resource utilization of new poplar varieties. 【Method】The mature leaves of 1-year-old cuttings of poplar clones 84K, I-101, 107, A23, A39, A50, A54, La, Pa, Qg, Ta and Ti were obtained and 7 drought structural indexes including cuticle thickness, upper epidermis thickness, lower epidermis thickness, leaf thickness, main vein thickness, palisade tissue thickness and leaf tissue structure tightness (CTR) were compared by conventional paraffin sectioning method. Single factor ANOVA was used to investigate the differences of 7 drought indexes, correlation analysis was used to judge the correlation degree among indexes, and principal component analysis was used to screen main indexes af-

【收稿日期】 2020-11-03

【基金项目】 “十三五”国家重点研发计划项目(SQ2016YFNC030041)

【作者简介】 王烟霞(1996—),女,浙江衢州人,在读硕士,主要从事林木遗传育种与林业生物技术研究。
E-mail: 939114883@qq.com

【通信作者】 樊军锋(1963—),男,陕西扶风人,教授,博士,主要从事杨树新品种选育及油松遗传改良研究。
E-mail: fanjf28@163.com

fecting drought resistance. Finally, drought resistances of the 12 poplar clones were evaluated by fuzzy mathematics membership function method. 【Result】 There were differences among 7 drought resistant structural indexes of 12 poplar clones, and the amplitudes of cuticle thickness, upper epidermis thickness, lower epidermis thickness, leaf thickness, main vein thickness, palisade tissue thickness and CTR were 1.94—17.07 μm , 5.82—26.23 μm , 3.28—18.96 μm , 39.62—201.59 μm , 496.99—1 712.35 μm , 25.53—86.94 μm and 27%—66%, respectively. The coefficients of variation were 40.11%, 49.02%, 50.08%, 39.13%, 32.04%, 27.87% and 59.09%, respectively. Except there was no significant correlation between cuticle thickness and upper epidermis thickness, lower epidermis thickness, main vein thickness and CTR and between thickness of lower epidermis and palisade tissue, the correlations between other indexes were extremely significant. Cuticle thickness, leaf thickness and CTR were selected by principal component analysis as main indexes. Using membership function method, the drought resistances of the 12 poplar clones were in the order of A50>Qg>Ti>A23>La>107>Ta>A54>I-101>A39>84K>Pa. 【Conclusion】 The anatomical structure of leaves can reflect drought resistance of poplar and can be used reliably as an evaluation index. A50, Qg, Ti, A23 and La can be used as drought resistant poplar clones for popularization.

Key words: poplar; leaf anatomical structure; poplar breeding; drought resistances

杨树(*Populus* spp.)是杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus* L.)树种的统称,有 100 多个种,分布在世界各地,我国分布有 53 个种,其中 35 个为特有种。杨树因具有生长快、适应性广、抗逆性强等优良特性,成为西北地区“三北”防护林体系的主栽树种,在缓解木材短缺和治理生态环境方面均占有重要地位^[1]。在我国,杨树的地理分布范围在 25°~53° N 和 80°~134° E,主要集中于西北、华北、东北及西南等干旱、半干旱地区^[2]。由于在干旱、半干旱地区缺少灌溉条件,杨树的生长受到严重抑制,从而限制了其经济和生态效益的充分发挥,因此选育出抗旱性强的杨树品种具有重要意义^[3]。

长期在干旱环境中生长的植物,会不断形成多种抗旱、耐旱的形态和叶片结构特征,其中叶片结构特征最能反映植物适应干旱环境的能力^[4-5],而在抗旱性评价中,叶片的解剖结构指标最能反映植物的抗旱能力^[6]。王怡^[7]选取角质层厚度、栅栏组织厚度/叶肉组织厚度、第一层栅栏组织细胞密集度等指标,对沙棘、文冠果、虎榛子的抗旱能力进行了鉴定。刘红茹等^[8]以 5 种木犀科植物为研究材料,指出主脉厚度、栅栏组织厚度等可以反映植物抗旱能力,是叶片解剖结构的重要指标。邱兴等^[9]筛选出叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织与海绵组织厚度之比 3 项主要指标,并结合模糊数学的隶属函数法综合评价了 6 个杨树无性系的抗旱性。近年来,评价杨树抗旱性的研究仍主要集中于盆栽控水后生理生化指标的变化方面,而通过定量分析叶片解剖结构指标来评价杨树抗旱性的研究较少^[1-5,10-11]。

为了更好地评价各杨树无性系的抗旱能力,本研究选取自意大利引进的欧美杨与银白杨的杂交无性系(La、Pa、Ta、Qg、Ti、A23、A39、A50、A54)及其近缘无性系,依据角质层厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度、叶片组织结构紧密度(CTR)等 7 项指标进行植物抗旱能力评价,以期为进一步选育优良抗旱杨树无性系及其资源利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

12 个供试杨树无性系均来源于西北农林科技大学渭河试验站种质资源库^[12](表 1)。其中欧美杨无性系 La、Pa、Ta、Qg、Ti、107 和银白杨无性系 A23、A39、A50、A54、I-101 均为意大利引进无性系,84K 杨由韩国引进。试验材料为 1 年生杨树扦插苗的叶片,统一在 2020-09-01 采摘于扦插苗株行距为 30 cm×40 cm 的苗圃。每个无性系选取 3 株受光均匀的代表性植株,每株选取向阳面树冠中部的功能叶各 15 片,沿叶片主脉的 1/2 中心处切取 0.5 cm×1 cm 的小片,立即投入 FAA 固定液中固定 24 h 以上,以确保细胞原生质凝固。

1.2 方 法

取在 FAA 固定液中固定 24 h 以上的供试叶片,采用常规石蜡切片法制作切片,经体积分数 70%、80%和 95%的酒精梯度脱水后,用体积比为 1:1 的无水乙醇和二甲苯进行脱蜡,之后用体积分数 100%二甲苯再次脱蜡;完成脱蜡后进行浸蜡包

埋,使用 Lecia 半自动切片机切片,厚度为 10~12 μm ;切片用二甲苯脱蜡透明、番红-固绿对染和中性树胶封固。制作好的切片于 Motic 光学显微镜下观察,选择结构清晰完整的石蜡切片用 Motic Image Advanced 3.2 测量软件拍照,并测算和记录角质层厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚

度、栅栏组织厚度和叶片组织结构紧密度等叶片形态解剖结构指标,每个视野重复 30 次。其中叶片组织结构紧密度按下式计算:

$$\text{叶片组织结构紧密度(CTR)}=(\text{栅栏组织厚度}/\text{叶片厚度})\times 100\%。$$

表 1 12 个杨树无性系及其遗传背景
Table 1 12 poplar clones and their genetic background

编号 Number	无性系 Clones	遗传背景 Genetic background
1	84K	银白杨×腺毛杨(韩国) <i>P. alba</i> × <i>P. glandoulsa</i> (Korea)
2	I-101	银白杨(意大利) <i>P. alba</i> (Italy)
3	107	欧美杨(意大利) <i>P. euramiercana</i> (Italy)
4	A23	银白杨(意大利) <i>P. alba</i> (Italy)
5	A39	银白杨(意大利) <i>P. alba</i> (Italy)
6	A50	银白杨(意大利) <i>P. alba</i> (Italy)
7	A54	银白杨(意大利) <i>P. alba</i> (Italy)
8	La	欧洲黑杨×美洲黑杨(意大利) <i>P. nigra</i> × <i>P. deltoides</i> (Italy)
9	Pa	欧洲黑杨×美洲黑杨(意大利) <i>P. nigra</i> × <i>P. deltoides</i> (Italy)
10	Qg	欧洲黑杨×美洲黑杨(意大利) <i>P. nigra</i> × <i>P. deltoides</i> (Italy)
11	Ta	欧洲黑杨×美洲黑杨(意大利) <i>P. nigra</i> × <i>P. deltoides</i> (Italy)
12	Ti	欧洲黑杨×美洲黑杨(意大利) <i>P. nigra</i> × <i>P. deltoides</i> (Italy)

1.3 数据处理

采用 Excel 2003、SPSS 20.0 和 Origin 2020 软件对数据分别进行单因素方差分析、相关性分析和主成分分析,最后采用隶属函数法对 12 个杨树无性系的抗旱能力进行综合评价。

1.3.1 单因素方差分析 利用 SPSS 20.0 软件对 12 个杨树无性系叶片的解剖结构指标进行单因素方差分析(Duncan’s 法),选取 95%显著水平的结果($P=0.05$)进行比较。

变异系数(CV)=(标准差/平均值)×100%。

1.3.2 相关性分析 利用 Origin 2020 软件中的 Pearson 相关性分析方法,对 12 个杨树无性系的 7 个叶片解剖结构指标之间的关系进行相关性分析,以更直观地了解指标间的关联程度。

1.3.3 主成分分析 运用主成分分析法对 12 个杨树无性系的 7 个叶片解剖结构指标进行进一步分类和简化,因指标间具有不同程度的相关性,信息存在相互重叠,叶片结构变异过小的指标往往会使分析结果不同,选取变异系数大的指标则分析结果更具意义^[13]。因此本研究选取累积贡献率≥85%的指标作为抽取主成分的原则,并结合各主成分的贡献率、各主成分中每个指标的载荷量、变异系数的大小^[14-16]进一步分类和简化,筛选出具有代表性的指标,以提高杨树抗旱性评价分析的效率和可靠性。

1.3.4 杨树抗旱性综合评价 采用模糊数学的隶

属函数法^[17],对 12 个杨树无性系的抗旱性进行综合评价。按隶属函数计算标准,求得依据主成分分析法选择的 3 项主要指标的抗旱隶属函数平均值,平均值大小与抗旱性强弱呈正相关,即平均值越大,表明抗旱性就越强^[18]。隶属函数值的计算公式如下:

$$X(\mu)=\frac{X_{ij}-X_{j\min}}{X_{j\max}-X_{j\min}}。$$

(1)

如果某一指标与抗旱性评价为负相关,可用反隶属函数进行计算,反隶属函数的计算公式如下:

$$X(\mu)=1-\frac{X_{ij}-X_{j\min}}{X_{j\max}-X_{j\min}}。$$

(2)

式中: $X(\mu)$ 为隶属函数值, X_{ij} 为 i 无性系 j 指标的测定值, $X_{j\min}$ 和 $X_{j\max}$ 为所有供试无性系中 j 指标的最小值和最大值。

2 结果与分析

2.1 12 个杨树无性系叶片的解剖结构

2.1.1 表皮特征 由表 2 可知,各杨树无性系角质层比较发达,有利于减少水分散失,其厚度为 1.94~17.07 μm ,其中 Pa 的厚度最小,A50 的厚度最大,变异系数为 40.11%;从角质层厚度来看,A50 抗旱性较强。上表皮厚度为 5.82~26.23 μm ,变异系数为 49.02%;下表皮厚度为 3.28~18.96 μm ,变异系数为 50.08%。上述 3 项指标在各杨树无性系间存在差异。

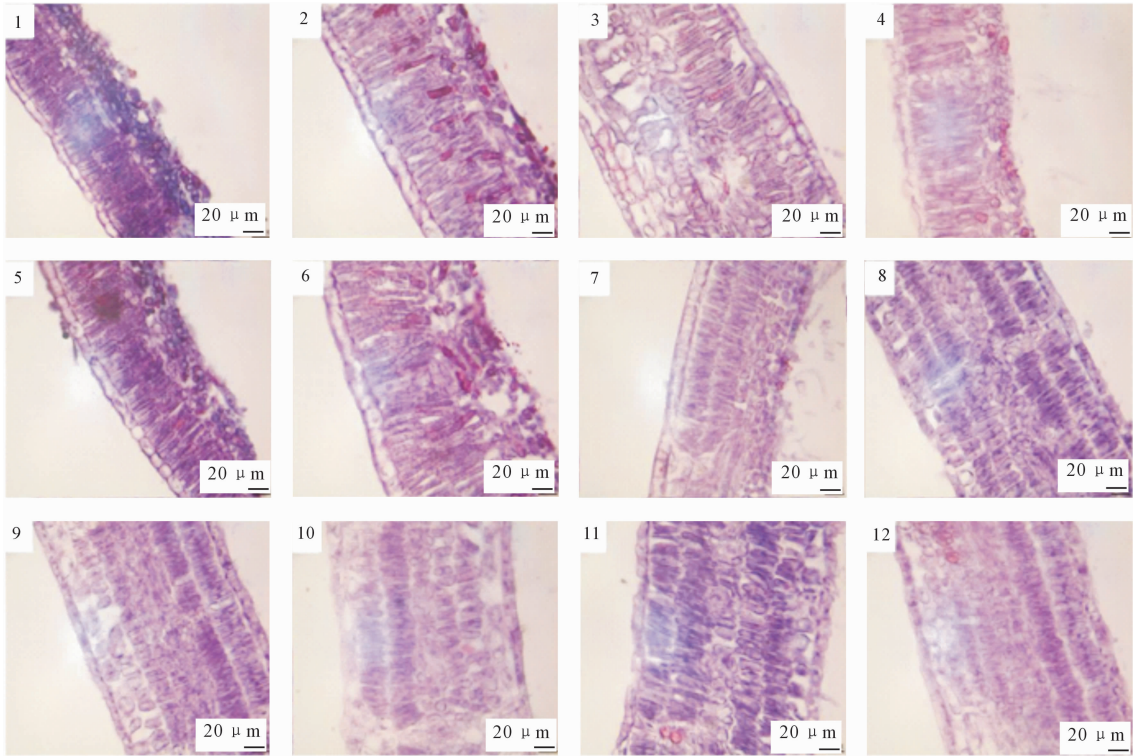
图 1 显示,杨树叶片上表皮和下表皮均由 1 层 皮由厚角质层覆盖。
细胞组成,细胞排列整齐紧密,呈矩圆形或矩形,表

表 2 12 个杨树无性系叶片的解剖结构特征

Table 2 Leaf anatomical structure characteristics of leaves of 12 poplar clones

无性系 Clones	角质层厚度/ μm Cuticle thickness	上表皮厚度/ μm Upper epidermis thickness	下表皮厚度/ μm Lower epidermis thickness	叶片厚度/ μm Leaf thickness	主脉厚度/ μm Principal vein thickness	栅栏组织厚度/ μm Palisade tissue thickness	CTR/%
84K	7.99±0.34 c	12.23±0.74 bc	16.99±1.34 a	115.17±2.64 cd	1 049.44±12.84 c	50.82±0.65 cd	44±0.01 b
I-101	12.47±0.55 b	6.71±0.68 c	17.00±0.92 a	112.37±0.89 d	1 067.70±10.42 c	58.83±0.97 bc	52±0.01 b
107	9.68±0.46 bc	26.23±0.95 a	13.91±0.80 b	174.95±1.92 b	1 712.35±17.75 a	86.94±3.48 a	50±0.02 b
A23	16.43±0.67 a	12.13±0.59 bc	11.97±0.65 bc	124.07±1.56 c	979.33±10.87 bc	58.57±1.20 bc	47±0.01 b
A39	9.35±0.35 bc	12.74±0.66 b	18.96±1.58 a	121.50±2.03 c	1 152.87±31.71 b	59.42±1.12 bc	49±0.01 b
A50	17.07±0.83 a	14.84±1.00 ab	10.05±0.57 cd	167.64±2.38 bc	930.76±19.60 cd	78.99±4.46 ab	47±0.03 b
A54	13.23±0.54 b	11.70±0.77 bc	10.72±0.63 c	126.75±2.37 c	955.47±23.89 c	57.93±0.94 bc	46±0.01 b
La	10.39±0.43 c	16.32±1.19 ab	16.32±1.19 ab	194.73±1.17 a	1 427.83±69.70 ab	53.25±0.89 c	27±0.00 c
Pa	1.94±0.16 d	8.14±0.85 c	3.28±0.35 e	39.62±1.59 e	496.99±20.92 e	25.53±1.18 d	66±0.03 a
Qg	14.56±0.42 ab	15.99±0.84 ab	13.17±0.49 bc	201.59±4.39 a	769.13±14.15 d	62.25±1.48 bc	31±0.01 c
Ta	12.04±0.68 b	5.82±0.72 c	4.35±0.34 e	48.64±3.26 de	742.33±45.76 d	31.67±1.16 b	65±0.12 a
Ti	10.10±0.44 bc	10.66±0.43 bc	8.96±0.43 d	192.79±4.02 ab	1 040.00±17.07 bc	63.40±1.48 bc	33±0.01 c
变异系数/% CV	40.11	49.02	50.08	39.13	32.04	27.87	59.09

注:同列数据后标不同小写字母表示在 $P=0.05$ 水平存在显著性差异(Duncan’s 法)。
Note:Different lowercase letters indicate significant differences at $P=0.05$ level (Duncan’s method).



1. 84K;2. I-101;3. 107;4. A23;5. A39;6. A50;7. A54;8. La;9. Pa;10. Qg;11. Ta;12. Ti. 图 2 同
1. 84K;2. I-101;3. 107;4. A23;5. A39;6. A50;7. A54;8. La;9. Pa;10. Qg;11. Ta;12. Ti. Fig. 2 is the same

图 1 12 个杨树无性系叶片的显微结构(10×10)

Fig. 1 Microstructure of leaves of 12 poplar clones(10×10)

2.1.2 中脉特征 由表 2 可以看出,12 个杨树无性系的主脉比较发达,厚度在 496.99~1 712.35 μm ,其中 Pa 的厚度最小,107 的厚度最大,变异系数为 32.04%。由图 2 可以看出,12 个杨树无性系的维管束均为外韧维管束,其中无性系 107 具有 3 束维管束,A23、A39、A50、A54、La、Ti 和 Qg 有 2 束维管束,而 84K、I-101、Pa 和 Ta 只有 1 束维管束。

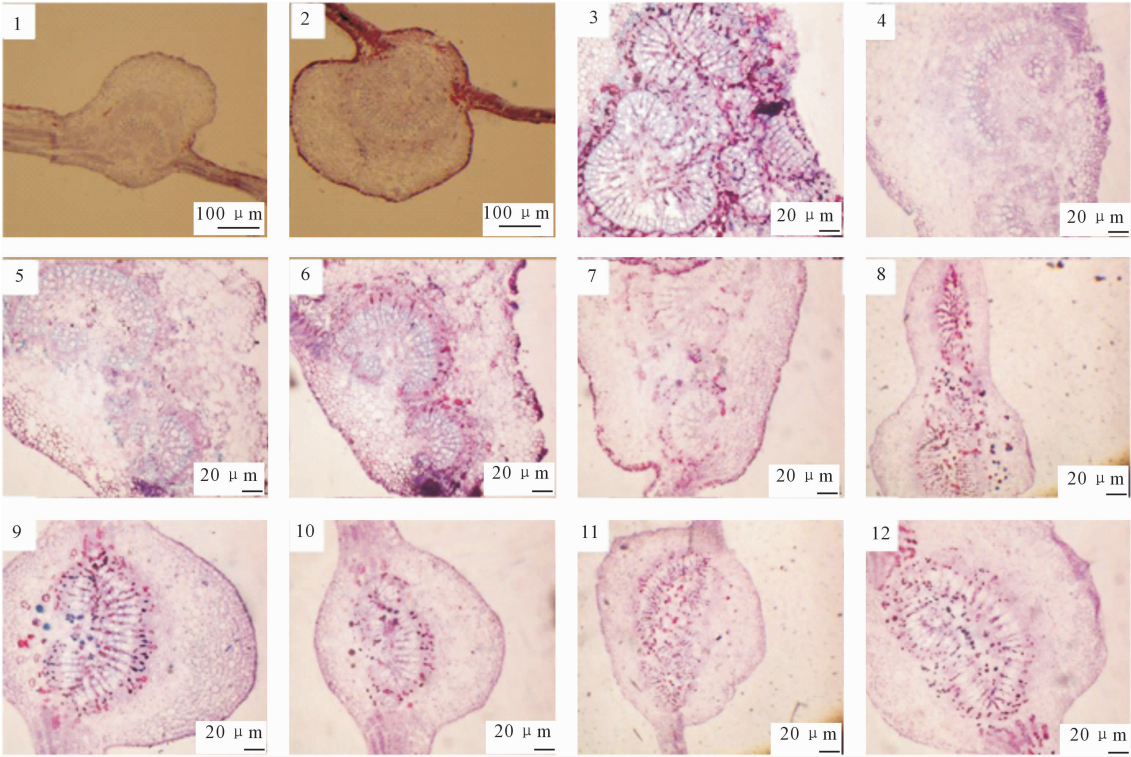


图 2 12 个杨树无性系维管束横切面的显微结构(10×40)

Fig. 2 Microstructure of transverse section of vascular bundle of 12 poplar clones(10×40)

2.1.3 叶肉组织特征 观测结果(图 1)表明,供试 12 个杨树无性系的叶片全为异面叶,其中无性系 Ta、La 具有双层栅栏组织,其余无性系均只有一层栅栏组织。由表 2 可知,12 个杨树无性系叶片厚度为 39.62~201.59 μm,其中 Qg 的厚度最大,Pa 的厚度最小,变异系数为 39.13%;栅栏组织由 2 层长柱形细胞组成,排列紧密(图 1),其中栅栏组织厚度

最大的无性系为 107(86.94 μm),Pa 的厚度最小(25.53 μm),变异系数为 27.87%;叶片组织结构紧密度(CTR)为 27%~66%,其中 La 的最小(27%),Pa 的最大(66%),变异系数为 59.09%。

2.2 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标间的相关性 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标间的相关性分析结果见表 3。

表 3 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标间的相关性分析

Table 3 Correlation analysis between anatomical structure indexes of 12 poplar leaves

指标 Index	角质层厚度 Cuticle thickness	上表皮厚度 Upper epidermis thickness	下表皮厚度 Lower epidermis thickness	叶片厚度 Leaf thickness	主脉厚度 Principal vein thickness	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	CTR
角质层厚度 Cuticle thickness	1						
上表皮厚度 Upper epidermis thickness	0.110	1					
下表皮厚度 Lower epidermis thickness	0.126	0.362**	1				
叶片厚度 Leaf thickness	0.349**	0.545**	0.361**	1			
主脉厚度 Principal vein thickness	0.049	0.592**	0.460**	0.508**	1		
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.538**	0.400**	0.103	0.370**	0.416**	1	
CTR	0.012	-0.345**	-0.397**	-0.669**	-0.337**	0.203**	1

注: ** 表示在 $P\leq 0.01$ 水平(双侧)上显著相关。
Note: ** indicates significant correlation at $P\leq 0.01$ level.

由表 3 可知,在 12 个杨树无性系的 7 个叶片解剖结构指标中,角质层厚度与叶片厚度、栅栏组织厚度之间呈极显著正相关($P\leq 0.01$);上表皮厚度与下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度之

间呈极显著正相关($P\leqslant0.01$),与 CTR 之间呈极显著负相关($P\leqslant0.01$);下表皮厚度与叶片厚度、主脉厚度之间呈极显著正相关($P\leqslant0.01$),与 CTR 之间呈极显著负相关($P\leqslant0.01$);叶片厚度与主脉厚度、栅栏组织厚度之间呈极显著正相关($P\leqslant0.01$),与 CTR 之间呈极显著负相关($P\leqslant0.01$);主脉厚度与栅栏组织厚度之间呈极显著正相关($P\leqslant0.01$),与 CTR 之间呈极显著负相关($P\leqslant0.01$);栅栏组织厚度与 CTR 之间呈极显著正相关($P\leqslant0.01$)。

2.3 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标的主成分分析

从表 4 可知,在主成分分析中前 3 个主成分的累积贡献率已经达到 85.741%,说明前 3 个主成分可以较好地体现叶片解剖结构 7 个指标的大部分信息,因此选取前 3 个主成分,并计算出相应的载荷矩阵。

从表 5 可知,各指标在 3 个主成分中的载荷值有很大差异,指标的载荷值越大,说明其对主成分的

贡献越大,典型性越优。在第 1 主成分中,CTR 和主脉厚度有较高的载荷值,反映了植物在干旱环境下的光合能力和自我保护能力,其中 CTR 的变异系数最大(59.09%)、载荷值最高(0.918),因此选择 CTR 作为第 1 主成分的典型指标;第 2 主成分中,角质层厚度的载荷值最大(0.796),远高于其他指标,反映对叶片细胞的保护和机械支撑能力,因此选择角质层厚度作为第 2 主成分的典型指标;第 3 主成分中,叶片厚度的载荷值最高(0.725),反映了叶片贮水保水的能力,因此选择叶片厚度作为第 3 主成分的典型指标。

表 4 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标的主成分分析
Table 4 Principal components analysis of anatomical indexes of 12 poplar leaves

主成分 Principal component	特征值 Feature value	贡献率/% Contribution	累积贡献率/% Cumulative contribution
1	3.117	50.913	50.913
2	1.241	21.527	72.440
3	1.184	13.300	85.741

表 5 12 个杨树无性系叶片解剖结构指标的主成分载荷矩阵

Table 5 Principal component load matrix among anatomical structure indexes of 12 poplar leaves

指标 Index	主成分 Principal component		
	1	2	3
角质层厚度 Cuticle thickness	-0.359	0.796	-0.100
上表皮厚度 Upper epidermis thickness	-0.295	-0.430	-0.012
下表皮厚度 Lower epidermis thickness	-0.615	0.319	-0.638
叶片厚度 Leaf thickness	-0.657	0.127	0.725
主脉厚度 Principal vein thickness	0.879	-0.141	-0.140
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.690	0.464	0.446
CTR	0.918	0.264	-0.153

2.4 12 个杨树无性系抗旱性的综合评价

根据主成分分析结果选择的 3 个最佳指标角质层厚度、叶片厚度、CTR,计算隶属函数平均值,结果如表 6 所示。对 12 个杨树无性系的隶属函数平均

值进行排序,可知其抗旱能力从高到低依次为: A50>Qg>Ti>A23>La>107>Ta>A54>I-101>A39>84K>Pa(表 6)。

表 6 12 个杨树无性系抗旱性的综合评价结果

Table 6 Comprehensive evaluation of drought resistance in 12 poplar clones

无性系 Clones	隶属函数值 Membership function value				抗旱能力排序 Sorting
	角质层厚度 Cuticle thickness	叶片厚度 Leaf thickness	CTR	平均值 Average	
84K	0.303	0.432	0.091	0.275	11
I-101	0.496	0.419	0.126	0.347	9
107	0.376	0.725	0.118	0.406	6
A23	0.667	0.476	0.105	0.416	4
A39	0.361	0.463	0.113	0.313	10
A50	0.695	0.689	0.105	0.496	1
A54	0.529	0.489	0.100	0.373	8
La	0.406	0.822	0.017	0.415	5
Pa	0.041	0.062	0.187	0.097	12
Qg	0.586	0.856	0.035	0.492	2
Ta	0.477	0.106	0.607	0.397	7
Ti	0.394	0.812	0.043	0.417	3

3 讨论与结论

长期生长在干旱、半干旱地区的植物,其叶片解剖结构会逐渐发生适应性变化。根据本研究结果,12 个杨树无性系因长期适应干旱缺水的环境,具有共同的旱生结构特征,但不同无性系的叶片解剖结构特征存在不同程度的差异,主要表现为以下几点:

(1)叶片表皮外壁有发达的角质层。角质层是不透水的脂肪性物质,可以减少叶片水分蒸发;另外,发达的角质层具有一定的机械支撑能力^[19],植物缺水时叶片不至于立即萎蔫。非耐旱性植物的角质层厚度一般在 $0.03 \sim 3 \mu\text{m}$ ^[20],本研究中供试杨树无性系角质层厚度为 $1.94 \sim 17.07 \mu\text{m}$,厚度高于非耐旱性植物,说明其耐旱性较强。角质层厚度排序为 $A50 > A23 > Qg > A54 > I-101 > Ta > La > Ti > 107 > A39 > 84K > Pa$,这是 A50、Qg、A23 综合抗旱能力较强,A39、84K、Pa 综合抗旱能力较弱的原因之一。

(2)叶片较厚。叶片越厚,表明其贮藏水分的能力越强^[21],越有利于植物在干旱环境下适应生存。非耐旱性植物的叶片厚度一般小于 $90 \mu\text{m}$ ^[22],本研究中 12 个杨树无性系叶片厚度为 $39.62 \sim 201.59 \mu\text{m}$,除 Ta 和 Pa 外,其他无性系叶片厚度均大于非耐旱性植物。叶片厚度排序为 $Qg > La > Ti > 107 > A50 > A54 > A23 > A39 > 84K > I-101 > Ta > Pa$,由此可知 Ti、107 角质层虽薄,但其叶片较厚,因此二者抗旱能力也较强。

(3)有多束维管束。叶片是植物的主要光合部位,维管束在叶片和叶鞘中担任着运输养分和水分的功能,负责将光合作用的产物运输到植株各部位,以供给自身的正常生命活动^[23]。本研究中,无性系 107 具有 3 束维管束,这也是其角质层厚度不大但抗旱性较强的另一个原因。无性系 A23、A39、A50、A54、La、Ti 和 Qg 具有 2 束维管束,无性系 84K、I-101、Ta、Pa 只有 1 束维管束。

(4)拥有发达的栅栏组织。干旱地区光照强烈,高度发达的栅栏组织可以保护叶肉细胞免受灼伤^[24],其中栅栏组织分布于叶的背腹两面,可使干旱缺水植物萎蔫时减少机械损伤^[25]。本研究中,只有无性系 Ta、La 具有双层栅栏组织,这也是 Ta 虽只有 1 束维管束但抗旱性却高于部分有 2 束维管束无性系的原因。

本研究通过主成分分析筛选出角质层厚度、叶片厚度和叶片组织结构紧密度(CTR)3 个指标为抗

旱性评价的主要指标,运用隶属函数法得到 12 个杨树无性系抗旱性大小排序为 $A50 > Qg > Ti > A23 > La > 107 > Ta > A54 > I-101 > A39 > 84K > Pa$ 。其中 A50 因其角质层和叶片较厚、拥有 2 束维管束及发达的栅栏组织结构,因此抗旱性优于其他无性系;无性系 84K、I-101、Pa 只有 1 束维管束,且角质层和叶片较薄,因此其抗旱性相对较弱。可见叶片解剖结构指标能够较好地反映杨树的抗旱特性,所得结果比较可靠,可以作为评价 12 个杨树无性系抗旱能力的指标。12 个杨树无性系中,A50、Qg、Ti、A23 和 La 抗旱性较强,可作为优良杨树无性系进行推广。

[参考文献]

- [1] 尹春英,李春阳. 杨树抗旱性研究进展 [J]. 应用与环境生物学报,2003(6):662-668.
Yin C Y, Li C Y. Advance in research on drought resistance of poplar [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2003(6):662-668.
- [2] 苏晓华,丁昌俊. 我国杨树育种的研究进展及对策 [J]. 林业科学研究,2010,23(1):31-37.
Su X H, Ding C J. Research progress and countermeasures of poplar breeding in China [J]. Forest Research, 2010, 23(1):31-37.
- [3] 井大炜,邢尚军,杜振宇,等. 干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响 [J]. 应用生态学报,2013,24(7):1809-1816.
Jing D W, Xing S J, Du Z Y, et al. Effects of drought stress on the growth, photosynthetic characteristics, and active oxygen metabolism of poplar seedlings [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(7):1809-1816.
- [4] 刘明国,苏芳莉,马殿荣,等. 多年生樟子松人工纯林生长衰退及地力衰退原因分析 [J]. 沈阳农业大学学报,2002(4):274-277.
Liu M G, Su F L, Ma D R, et al. Decline reasons of pure *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and soil fertility [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2002(4):274-277.
- [5] 潘存娥,田丽萍,李贞贞,等. 5 种杨树无性系叶片解剖结构的抗旱性研究 [J]. 中国农学通报,2011,27(2):21-25.
Pan C E, Tian L P, Li Z Z, et al. Research on drought resistance of leaf anatomy of 5 species of poplar clones [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(2):21-25.
- [6] 马小芬,王兴芳,李强,等. 不同种源地文冠果叶片解剖结构比较及抗旱性分析 [J]. 干旱区资源与环境,2013,27(6):92-96.
Ma X F, Wang X F, Li Q, et al. Comparison of anatomical structure and drought resistance of leaves of different provenances [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2013, 27(6):92-96.
- [7] 王怡. 三种抗旱植物叶片解剖结构的对比观察 [J]. 四川林业科技,2003(1):64-67.
Wang Y. Contrasts and observations of dissecting constructs

- of three drought-resistant plant leaf slices [J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2003(1): 64-67.
- [8] 刘红茹,冯永忠,王得祥,等. 延安 5 种木犀科园林植物叶片结构及抗旱性研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2013, 41(2): 75-81.
- Liu H R, Feng Y Z, Wang D X, et al. Study on leaf structure and drought resistance of 5 species of luteolin in Yan'an [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2013, 41(2): 75-81.
- [9] 邱兴,吕小锋,李晓东,等. 6 个杨树新无性系叶片旱生结构研究 [J]. 西北林学院学报, 2015, 30(1): 96-101.
- Qiu X, Lü X F, Li X D, et al. Research on drought resistance on leaf anatomical structures of six new poplar clones [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(1): 96-101.
- [10] 刘淑明,陈海滨,孙长忠,等. 黄土高原主要造林树种的抗旱性研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2003, 31(4): 149-153.
- Liu S M, Chen H B, Sun C Z, et al. Research on drought resistance of main afforestation tree species in Loess Plateau [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2003, 31(4): 149-153.
- [11] 邱兴,吕小锋,李晓东,等. 4 个杨树新无性系的抗旱性研究 [J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 99-108.
- Qiu X, Lü X F, Li X D, et al. Research on drought resistance of four new poplar clones [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(4): 99-108.
- [12] 张海燕,樊军锋,郑涛. 18 份杨树资源的遗传多样性分析 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(12): 47-54, 63.
- Zhang H Y, Fan J F, Zheng T. Genetic diversity analysis of 18 poplar resources [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(12): 47-54, 63.
- [13] 李跃红,冉茂乾,徐孟怀,等. 不同品种猕猴桃果实品质比较与综合评价 [J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(23): 162-168.
- Li Y H, Ran M Q, Xu M H, et al. Comparison and comprehensive evaluation of fruit quality of different varieties of kiwifruit [J]. Food and Fermentation Industries, 2020, 46(23): 162-168.
- [14] 江川,罗大庆,王立辉. 西藏半干旱区 5 种灌木叶片结构的抗旱特征研究 [J]. 西北林学院学报, 2011, 26(4): 13-17.
- Jiang C, Luo D Q, Wang L H. Drought-resistant characteristics of leaf structures of five shrubs in semiarid region of Tibet [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2011, 26(4): 13-17.
- [15] 韩刚,李少雄,徐鹏,等. 6 种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析 [J]. 西北林学院学报, 2006, 21(4): 43-46, 68.
- Han G, Li S X, Xu P, et al. Analysis on drought resistance of leaf anatomy of six species of shrubs [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2006, 21(4): 43-46, 68.
- [16] 田英,倪细炉,于海宁,等. 6 种抗旱灌木叶片形态解剖学特征 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(22): 113-117.
- Tian Y, Ni X L, Yu H N, et al. Studies on drought resistance on morphology anatomical structure of leave of six species shrubs [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(22): 113-117.
- [17] 李欢,樊军锋,高建社,等. 黑杨叶片旱生结构的比较 [J]. 西北林学院学报, 2013, 28(3): 113-118.
- Li H, Fan J F, Gao J S, et al. Comparison on drought resistance on anatomical structures of black poplar leaf [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(3): 113-118.
- [18] 王情世,樊军锋,周永学,等. 2 个杨树新无性系叶片的旱生结构研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(5): 45-49, 56.
- Wang Q S, Fan J F, Zhou Y X, et al. Research on drought resistance on anatomical structure of leaves of two new poplar clones [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2012, 40(5): 45-49, 56.
- [19] 崔秀萍,刘果厚,张瑞麟. 浑善达克沙地不同生境下黄柳叶片解剖结构的比较 [J]. 生态学报, 2006(6): 1842-1847.
- Cui X P, Liu G H, Zhang R L. Comparison of leaf anatomical structure between *Salix gordejewii* growing under contrasting habitats of Otingdag Sandland and *Salix microtachya* var. *bordensis* growing on the lowlands of dunes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006(6): 1842-1847.
- [20] Gregory J B, Tal I, Antonio J M, et al. Three-dimensional imaging of plant cuticle architecture using confocal scanning laser microscopy [J]. The Plant Journal, 2009, 60(2): 378-385.
- [21] 张红霞,刘果厚,崔秀萍. 干旱对浑善达克沙地榆叶片解剖结构的影响 [J]. 植物研究, 2005(1): 39-44.
- Zhang H X, Liu G H, Cui X P. Affection of aridity to anatomical structure of leave of *Ulmus pumila* L. var. *sabulosa* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2005(1): 39-44.
- [22] 任媛媛,刘艳萍,王念,等. 9 种屋顶绿化阔叶植物叶片解剖结构与抗旱性的关系 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, 38(4): 64-68.
- Ren Y Y, Liu Y P, Wang N, et al. The relationship between leaf anatomic structure and drought resistance of nine broad-leaf plants [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences), 2014, 38(4): 64-68.
- [23] 李梦阳,彭冠云,邓彪,等. 水稻维管束的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2017, 53(9): 1586-1590.
- Li M Y, Peng G Y, Deng B, et al. Advances in the study of vascular bundles in rice [J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(9): 1586-1590.
- [24] 燕玲,李红,贺晓,等. 阿拉善地区 9 种珍稀濒危植物营养器官生态解剖观察 [J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2000(3): 65-71.
- Yan L, Li H, He X, et al. Ecological anatomy of nine priority species in Alasan area [J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2000(3): 65-71.
- [25] 孙宪芝,郑成淑,王秀峰. 木本植物抗旱机理研究进展 [J]. 西北植物学报, 2007(3): 629-634.
- Sun X Z, Zheng C S, Wang X F. Advances of drought tolerant mechanism in woody plant [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007(3): 629-634.