

杜仲杂种优良无性系抗旱性间接评价

周轩辕,于航,钟昊明,屠维,苗帆,李周岐*

(西北农林科技大学 林学院,陕西 杨陵 712100)

摘要:以 7 个杜仲无性系 22-22、2-23、4-30、17-17、2-32、6-30、5-152 和 2 个对照品种(无性系)秦仲 2 号(Qinzhong No. 2)、龙拐(Longguai)为对象,以其 2 年生嫁接苗成熟叶片为材料,采用常规石蜡切片法研究叶片解剖结构、扫描电镜技术观察气孔结构和压力室技术测定水分生理指标,用主成分分析法筛选主要指标,用隶属函数法对各无性系抗旱性进行对比分析。结果表明,共筛选出栅栏组织厚度、原初渗透势、气孔开度、厚角组织厚度 4 项主要指标,12 项解剖结构参数、5 项水分生理指数和 5 项气孔参数,均在无性系间差异显著,无性系抗旱性排序为:6-30>4-30>龙拐>秦仲 2 号>17-17>5-152>22-22>2-23>2-32。研究结果可对进一步筛选杜仲优良无性系提供参考依据。

关键词:杜仲;无性系;解剖结构;气孔;水分参数;抗旱性

中图分类号:S722.34 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2020)01-0101-07

Indirect Evaluation of Drought Resistance of Excellent Individual Clones of *Eucommia ulmoides* Hybrids

ZHOU Xuan-yuan, YÜ Hang, ZHONG Hao-ming, TU Wei, MIAO Fan, LI Zhou-qi*

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

Abstract: Two-year-old grafted seedlings of 7 clones of *Eucommia ulmoides* (22-22, 2-23, 4-30, 17-17, 2-32, 6-30, and 5-152) and two referential cultivars (Longguai, Qinzhong No. 2) were used as research objects to examine the drought resistance of the clones. The leaf tissue structure was studied by paraffin sectioning, the stomatal structure was observed by scanning electron microscopy, and the water physiology characteristics were measured by pressure chamber technique. Principal component analysis was used to screen out the main indicators. The drought resistance of each clone was compared and analyzed by membership function method. The results showed that 12 anatomical parameters, 5 water physiological indexes and 5 stomatal parameters were significantly different among the clones, and clonal drought resistance ranked as: 6-30>4-30>Longguai>Qinzhong No. 2>17-17>5-152>22-22>2-23>2-32. The research results could provide references for further screening of excellent clones of *E. ulmoides*.

Key words: *Eucommia ulmoides*; clone; anatomical structure; pore; water parameter; drought resistance

杜仲(*Eucommia ulmoides*)属杜仲科植物,该科仅 1 属 1 种^[1],为地质史上第三纪冰川运动残留下来的古生树种,也是我国特有的名贵经济树种^[2]。杜仲除作为名贵的中医药资源之外,还具有广阔的生态、农业以及工业价值,如今已经提升为国家战略

储备资源^[3]。但是目前杜仲在栽培中良种率不高,不能满足人们对杜仲资源开发利用的需求,因此良种选育是当前急需进行的工作^[4]。随着杜仲引种栽培区域不断北移,已经到达宁夏和新疆地区^[5],为适应西北地区自然环境,扩大栽培面积,选育出抗旱性

收稿日期:2018-12-14 修回日期:2019-10-03

基金项目:陕西省重点研究计划项目:杜仲分子标记辅助多目标优良品种选育研究(2019NY-012)。

作者简介:周轩辕,男,硕士在读,研究方向:林木遗传育种。E-mail:1848297948@qq.com

* 通信作者:李周岐,男,教授,博士生导师,研究方向:林木遗传育种。E-mail:lizhouqi@nwsuaf.edu.cn

强的新品种成为了育种研究的重要内容。

植物的抗旱性可以分为干旱屏蔽和耐旱性 2 个方面^[6]。对植物进行抗旱性鉴定的方法主要有田间鉴定法、人工气候法、高渗溶液法等^[7]。大量的研究表明:植物的抗旱性与植物的形态解剖结构以及生理生化指标有密切的相关性^[8-10]。杨静慧等^[11]认为叶片角质层厚度代表了苹果的抗旱能力。邱兴等^[12]筛选出主脉厚度、叶片厚度、栅栏组织与海绵组织之比 3 项指标对杨树无性系抗旱性进行评价。顾振瑜等^[13]研究发现,元宝枫体内抗氧化酶活性在干旱胁迫下增高。王森等^[14]通过 PV 曲线技术对长白山主要树种耐旱性进行研究,发现鲜叶水势、初始致死含水率、零膨压时枝条的渗透势可以反映树种耐旱性。主成分分析是数学上一种降维的方法,根据需要选取几个较少的综合变量来反映原来变量的信息^[15],利用主成分分析进行抗逆性研究的方法已经得到广泛的应用^[16]。董蕾等^[17]通过主成分分析筛选出叶片厚、栅栏组织、气孔密度和叶片脯氨酸含量 4 项抗旱性指标。目前应用主成分分析对杜仲抗旱性进行评价的应用鲜有报道。本研究以课题组前期通过杜仲品种间有性杂交、杂交子代优良单株选择和优良单株嫁接繁殖所获得的无性系为材料,研究各无性系苗期叶片解剖结构、气孔结构和水分生理特征,通过主成分分析和隶属函数法对无性系抗旱性进行评价,选择抗旱性强的无性系用于进一步筛选优良无性系。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于陕西杨陵西北农林科技大学林学院苗圃(108°05′E,34°24′N),海拔 435~563 m,土壤肥沃,光照充足,年降水量 635~663 mm,年均气温 12.9℃,属暖温带季风半湿润气候区,适宜杜仲栽植。

1.2 试验材料

供试对象 22-22、2-23、4-30、17-17、2-32、6-30、5-152 是西北农林科技大学林学院杜仲育种研究团队通过析因交配设计杂交得到 25 个组合子代,从杂种后代中选择优良单株通过嫁接繁殖形成的无性系。对照种选取杜仲优良品种(无性系)秦仲 2 号、龙拐(表 1)。9 个材料均为 2 年生嫁接苗,接穗取自生境一致的 9 年生杜仲优树,砧木为普通 1 年生实生苗。2016 年 4 月于砧木基部芽接,2017 年 3 月剪去接芽以上苗干并移栽。田间试验采用随机完全区组设计,6 株小区,4 次重复,栽植密度 1 m×1 m^[18]。

2018 年 6 月中旬,从 4 个区组种选择长势一致的 3 个区组,于晴天上午在各小区中部分别选择 1 株具有代表性的植株,在植株中部选择 3 片成熟的叶片采样。

表 1 供试杜仲无性系名称
Table 1 Names of 9 *E. ulmoides* clones

代号	无性系	代号	无性系
A	22-22	F	6-30
B	2-23	G	5-152
C	4-30	H	龙拐
D	17-17	I	秦仲 2 号
E	2-32		

1.3 研究方法

1.3.1 叶片解剖结构观察 沿叶片主脉中部剪取 7 mm×5 mm 的小块,立即放入 FAA 固定液中。采用常规石蜡切片法制片,番红-固绿染色,中性树脂封固^[19]。每片叶子从连续的切片中选取 15 片,将切片置于 LEICA DM750 型生物显微镜下观察拍照,配合 GetData 进行解剖结构测量,其中主脉厚度、主脉维管束长径长度、主脉维管束短径长度、主脉厚角组织厚度在 10×4 倍下观察,叶片厚度、上表皮细胞大小、下表皮细胞大小、栅栏组织厚度、海绵组织厚度在 10×10 倍下观察。计算:叶片组织结构紧密度(CTR)=栅栏组织厚度/叶片厚度;叶片组织结构疏松度(SR)=海绵组织厚度/叶片厚度。

1.3.2 气孔显微结构观察 从叶片主脉中部剪取 7 mm×5 mm 的小块,在 4%戊二醛溶液中固定 6 h 以上。用 pH6.8,浓度 0.1 mol·L⁻¹的 PBS 缓冲液浸洗 4 次,每次 10 min,依次用 30%、50%、70%、80%、90%的乙醇脱水 15 min,再用 100%乙醇脱水 3 次,每次 30 min。最后用乙酸异戊酯置换 15 min。取出后用 k-850 临界点干燥仪干燥,随后于 E-1045 喷镀仪镀金膜,最后在 JSM-6360LV 扫描电子显微镜下观察拍照^[20]。每片叶子随机选取 15 个视野统计气孔数量,利用 GetData 测量张开气孔的长度、宽度和面积,计算气孔开度、密度。

1.3.3 叶片水分生理指标的测定 将叶柄浸水并用黑色薄膜封闭放置>6 h,使其达到水分饱和状态。室温条件下采用 Hammel 逐步升压法绘制每片叶子的 P-V 曲线^[21],并计算:充分膨胀时渗透压,膨压为 0 时的渗透压、相对含水量和相对共质体含水量,总体弹性模数。

1.3.4 数据处理与抗旱性评价 计算各无性系叶片解剖结构数据、气孔显微结构数据、水分生理数据的平均值与标准差。采用 SPSS 22.0 对各无性系叶片解剖结构数据、气孔显微结构数据、水分生理数据

进行单因素方差分析(ANOVA)、Duncan 多重比较和主成分分析。

采用模糊数学隶属函数法进行抗旱性综合评价,公式为: $U(X_i)=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$,式中, $U(X_i)$ 为隶属函数值, X_i 为不同无性系测定值, X_{\max} 和 X_{\min} 分别为不同无性系某一指标内的最大值与最小值。如果某一指标与综合评判结果呈负相关,则用反隶属函数进行定量转换,计算公式为: $U(X_i)=1-(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ 。按照等权重法,计算隶属函数值的平均值进行比较。

2 结果与分析

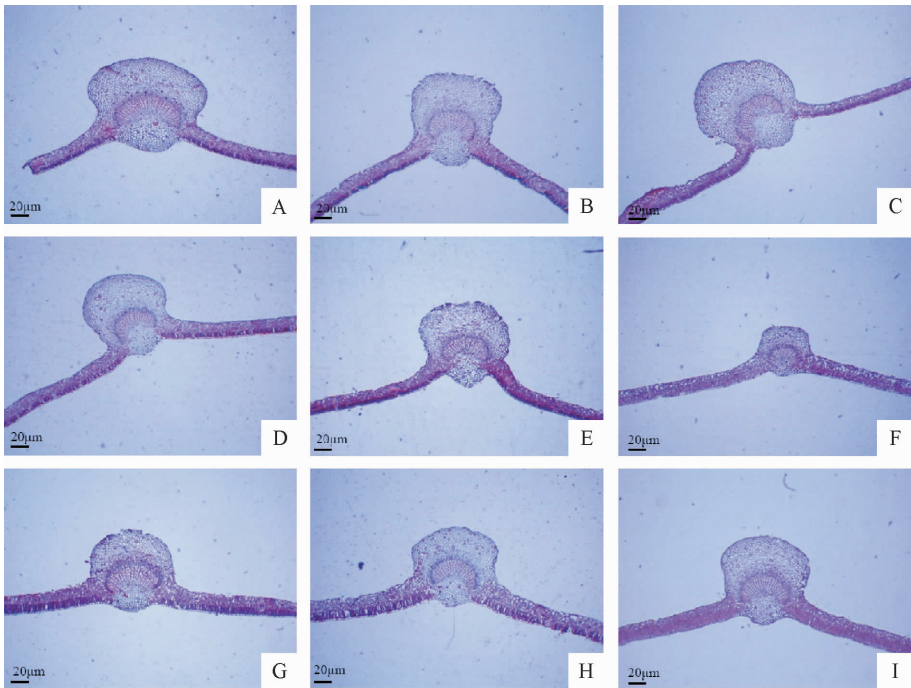
2.1 叶片解剖结构特征对比

供试的 9 个杜仲无性系叶片均为典型的异面叶,由表皮、叶肉、叶脉组成(图 1)。各无性系主脉和维管束较为发达,木质部排列紧密,有丰富的韧皮部和形成层细胞。方差分析表明叶片厚度及解剖结构指标在无性系间差异达到极显著水平($P<0.01$)(表 2)。

主脉厚度变化范围在 444.87~939.38 μm ,4-30 厚度最大,5-152 厚度最小。维管束为周韧维管束,其中维管束长径变化范围在 280~600 μm ,维管

束短径变化范围在 130~250 μm ,22-22 维管束长径最大,龙拐维管束短径最大,5-152 维管束长径和维管束短径都为最小。维管束外侧为厚角组织,细胞大小不一,排列不整齐,变幅为 32~62 μm 。叶片厚度变化范围在 250~450 μm ,秦仲 2 号最厚,22-22最薄。

叶片上下表皮均为排列整齐的单层长方形细胞,上表皮具有角质层且无气孔分布,气孔仅分布在下表皮,上表皮细胞大小变幅为 600~2 100 μm ,下表皮细胞大小变幅为 350~1 350 μm ,2 个指标在无性系间排序一致,都为秦仲 2 号最大,22-22 最小。叶肉分化为海绵组织和栅栏组织,各无性系的海绵组织厚度都要>栅栏组织厚度。栅栏组织由 1~2 层柱状细胞组成,变幅为 70~170 μm ,龙拐最厚,22-22最小。海绵组织由不规则的细胞组成,排列疏松,细胞间隙大,变幅为 140~260 μm ,秦仲 2 号最厚,4-30 最小。栅栏组织与海绵组织之比变幅为 0.4~0.83,龙拐最大,22-22 最小。叶片组织结构紧密度(CTR)变幅为 0.24~0.4,排序结果与按照栅栏组织与海绵组织之比排序时一致,组织结构疏松度(SR)变幅为 0.49~0.63,2-23最大,龙拐最小。



注:字母意义与表 1 相同,下同。

图 1 杜仲无性系叶片横切图

Fig.1 The foliar cross sections of *E. ulmoides* clones

2.2 水分生理指标对比

方差分析表明,5 项水分生理指标在无性系间差异达到极显著水平($P<0.01$)(表 3)。原初渗透

势(Ψ_{π}^{100})表示植物能维持的最大膨压值,变幅为-1.31~-0.69。零膨压点渗透势(Ψ_{π}^0)代表植物初始质壁分离时渗透势,变幅为:-2.30~-1.21。

6—30 的 Ψ_{π}^{100} 和 Ψ_{π}^0 都为最低。 ϵ 是细胞弹性模量,指植物组织失去一部分水后,细胞内部的压力势发生的变化,是一个动态变化的量,通常取 ϵ^{\max} 值代表细胞弹性。 ϵ^{\max} 值越大表明细胞壁越坚硬,细胞弹性越小, ϵ^{\max} 值变幅为 4~45,4—30 最大,龙拐最小。

RWC^0 是零膨压点的相对含水量变幅为 0.85~0.99,排序结果与按照 ϵ^{\max} 值排序结果一致。 V_P/V_0 值代表细胞在初始质壁分离时的共质体水体积跟饱和状态下共质体水体积的比值,变幅为 0.79~0.97,17—17 最大,龙拐最小。

表 2 杜仲无性系叶片解剖结构特征

Table 2 Leaf anatomical structure characteristics of *E. ulmoides* clones

无性系	主脉厚度 / μm	主脉维管束长 径长度/ μm	主脉维管束短 径长度/ μm	主脉厚角 组织厚度/ μm	叶片厚度 / μm	上表皮细胞 大小/ μm^2
A	833.83±62.77f	599.48±42.77e	175.10±13.50b	44.81±10.21ab	261.02±8.27a	639.43±203.77a
B	829.08±4.47ef	457.99±10.78bc	171.33±16.70b	34.89±8.60a	377.37±29.45cd	1542.39±366.80bc
C	939.38±8.33g	482.01±18.67c	182.73±12.13bc	54.88±7.43bc	268.34±15.07a	1328.73±496.84b
D	770.21±15.30c	428.90±87.59b	177.65±13.37bc	51.96±7.23bc	359.73±24.47c	1437.63±522.29bc
E	780.51±11.43cd	451.66±15.54bc	183.45±11.54bc	48.69±6.98b	310.11±13.45b	1307.68375.46b
F	801.57±15.86de	462.30±18.85bc	220.10±10.04d	61.90±7.90c	379.09±45.77cd	1333.15±344.59bd
G	444.87±24.26a	289.81±5.07a	138.25±9.26a	33.56±9.93a	377.16±17.83d	1807.89±371.06cd
H	731.17±22.02b	542.55±20.76d	241.35±14.28e	35.56±9.23a	413.20±45.73e	1859.84±415.20d
I	708.30±19.16b	444.30±10.68bc	190.93±7.97c	53.92±9.55bc	448.90±25.23f	2011.14±258.46d
F 值	183.18* *	33.31* *	44.26* *	10.36* *	77.88* *	14.92* *

无性系	下表皮细胞 大小/ μm^2	栅栏组织 厚度/ μm	海绵组织 厚度/ μm	栅栏组织与 海绵组织之比	CTR	SR
A	362.83±108.76a	63.07±9.03a	156.03±15.77a	0.40±0.08a	0.24±0.06a	0.60±0.03de
B	582.40±216.35abc	104.04±14.37d	237.55±28.72c	0.44±0.09a	0.28±0.05b	0.63±0.04e
C	504.29±132.10ab	85.09±7.55bc	145.92±15.55a	0.58±0.09b	0.32±0.06c	0.54±0.03bc
D	678.38±293.83bcd	94.67±7.53cd	224.57±24.78c	0.42±0.04a	0.26±0.04ab	0.62±0.02e
E	620.09±211.68bc	75.90±6.37b	192.68±17.04b	0.40±0.05a	0.24±0.05a	0.63±0.02e
F	809.42±323.32cd	148.15±11.60f	192.22±17.27b	0.77±0.06c	0.39±0.06de	0.51±0.04ab
G	895.27±330.75d	122.31±16.29e	186.32±25.11b	0.66±0.11b	0.32±0.05c	0.50±0.04a
H	874.59±700.64d	167.21±6.87g	202.23±41.64b	0.83±0.10c	0.40±0.08e	0.49±0.04a
I	1347.66±237.50e	162.15±21.19g	255.65±22.78d	0.63±0.14b	0.36±0.05d	0.57±0.06cd
F 值	10.93* *	125.65* *	30.48* *	51.65* *	39.16* *	16.79* *

注:表中数据为“平均数±标准差”,* * 表示差异达极显著水平($P<0.01$),同一列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下同。

表 3 杜仲无性系 P-V 曲线水分关系参数比较

Table 3 Comparison of water relations parameters of P-V curve among *E. ulmoides* clones

无性系	$\Psi_{\pi}^0/-\text{MPa}$	$\Psi_{\pi}^{100}/-\text{MPa}$	$\epsilon^{\max}/\text{MPa}$	RWC^0	V_P/V_0
A	1.70±0.07ab	1.20±0.04e	6.37±0.04c	0.88±0.01b	0.92±0.01f
B	1.21±0.32a	0.75±0.08b	5.30±0.01b	0.93±0.01f	0.91±0.01e
C	2.01±0.01cd	1.22±0.02f	44.96±0.72i	0.98±0.05i	0.98±0.03i
D	1.92±0.02bc	0.88±0.01c	33.36±0.17h	0.97±0.02h	0.97±0.02h
E	1.60±0.05a	0.82±0.01b	7.13±0.03d	0.91±0.03d	0.89±0.04c
F	2.30±0.01d	1.31±0.02f	9.16±0.13e	0.89±0.07c	0.85±0.02b
G	1.47±0.04a	0.69±0.02a	15.31±0.02g	0.95±0.06g	0.95±0.05g
H	1.95±0.03bc	1.04±0.04d	4.50±0.01a	0.86±0.05a	0.80±0.05a
I	2.01±0.07c	1.08±0.03d	10.27±0.07f	0.92±0.08e	0.91±0.06d
F 值	327.97* *	30.38* *	188.26* *	50.91* *	98.83* *

2.3 叶片气孔显微结构对比

杜仲叶片气孔仅分布在下表面,各无性系间气孔形态差异较小,均为卵圆形,具有 4~6 个副保卫细胞,气孔周围存在杜仲胶(图 2),方差分析表明,5 项气孔参数指标在无性系间差异达到极显著水平($P<0.01$)(表 4)。气孔开度变化范围在 0.25~

0.45,6—30 气孔开度最大。气孔面积变幅为 356~1 260 μm^2 ,龙拐面积最大,22—22 面积最小。气孔密度变幅为 72~128 个 $\cdot\text{mm}^{-2}$,4—30 密度最大,秦仲 2 号密度最小。

2.4 抗旱性指标筛选

上述所选取的无性系各项指标都与抗旱性有一

定的关联,但是过多的指标不但不利于揭示真相,反而会增加分析问题的难度^[22]。因此,用主成分分析

法按照累积贡献率 $\geq 85\%$ 的原则抽取主成分,筛选出具有代表性的指标来对无性系的抗旱性进行评价。

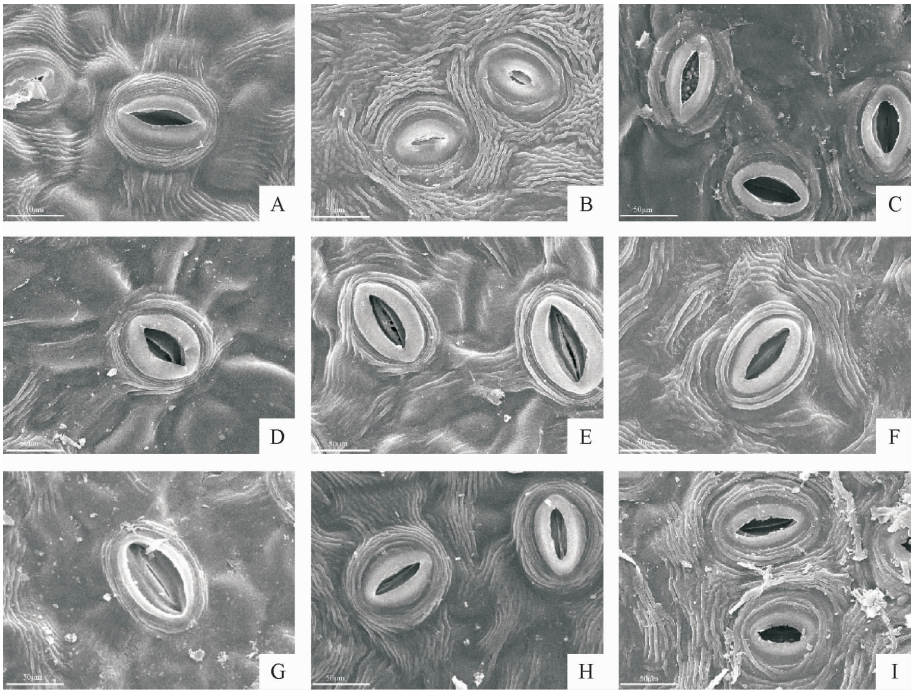


图 2 杜仲无性系叶片气孔显微结构
Fig. 2 Stomatal microstructures of *E. ulmoides* clones

表 4 杜仲无性系叶片气孔参数比较

Table 4 Comparison of leaf stomata parameters among *E. ulmoides* clones

无性系	气孔长度 / μm	气孔宽度 / μm	气孔面积 / μm^2	气孔开度	气孔密度 /(ind $\cdot \mu\text{m}^{-2}$)
A	42.73 \pm 9.72bc	11.35 \pm 2.47a	356.62 \pm 142.15a	0.26 \pm 0.05a	105.96 \pm 14.17a
B	50.32 \pm 11.53cde	18.44 \pm 5.40bc	708.99 \pm 293.10c	0.36 \pm 0.06bc	72.63 \pm 6.24bc
C	46.24 \pm 9.36bcd	17.44 \pm 6.17b	657.32 \pm 334.32bc	0.37 \pm 0.10bc	127.56 \pm 18.41b
D	39.74 \pm 12.29ab	12.22 \pm 4.80a	492.01 \pm 240.33abc	0.31 \pm 0.11ab	83.33 \pm 24.17a
E	36.07 \pm 7.46a	10.61 \pm 4.95a	398.12 \pm 193.40ab	0.30 \pm 0.14ab	103.62 \pm 6.11a
F	44.07 \pm 12.12abc	19.42 \pm 2.55bc	712.36 \pm 308.43c	0.45 \pm 0.08c	119.83 \pm 7.93bc
G	53.88 \pm 7.46de	21.38 \pm 3.87bc	974.85 \pm 196.48d	0.41 \pm 0.09c	82.80 \pm 18.57bc
H	57.76 \pm 8.00e	22.55 \pm 7.38c	1259.65 \pm 622.46e	0.39 \pm 0.08bc	87.28 \pm 5.50c
I	46.7 \pm 7.86bcd	11.57 \pm 2.67a	523.37 \pm 155.64abc	0.25 \pm 0.06a	72.43 \pm 11.40a
F 值	10.05**	12.01**	5.87**	11.00**	6.01**

前 4 个主成分的累积贡献率达到了 89.909%,说明这 4 个主成分较好的包含了原数据的大部分信息,因此抽取前 4 个主成分,并计算相应的载荷矩阵(表 5)。各指标载荷值在 4 个主成分中有很大的差异,载荷值的绝对值越大,在主成分中的作用也就越大。第 1 主成分中载荷值较高的为栅栏组织厚度、栅栏组织与海绵组织之比、CTR,反映叶片组织结构特征。第 2 主成分中载荷值较高的为原初渗透势,反映叶片的吸水、保水能力。第 3 主成分中载荷值较高的为气孔开度、海绵组织,反映植物的光合作用、呼吸作用。第 4 主成分中载荷值较高的为厚角组织厚度、RWC 和 ϵ^{max} 值,反映植物叶片的机械强

度和细胞弹性。

表 5 杜仲无性系叶片抗旱性相关参数的主成分分析

Table 5 Principal component analysis of drought resistance related parameters of *E. ulmoides* clones

主成分	特征值	贡献率/%	累积贡献率/%
1	8.565	38.931	38.931
2	5.103	23.195	62.126
3	3.268	14.854	76.981
4	2.844	12.928	89.909

按照载荷值的大小选择典型指标^[23]。第 1 主成分中选取栅栏组织厚度(载荷值 0.942),第 2 主成分选取原初渗透势(载荷值 0.810),第 3 主成分

选取气孔开度(载荷值 0.628),第 4 主成分选取厚角组织厚度(0.680)。最终选取这 4 项指标作为对杜仲抗旱性进行评价的主要指标。

2.5 无性系抗旱性综合评价

各无性系在利用这 4 项主要指标进行排序时存

在明显的差异,故运用模糊数学隶属函数法对各无性系进行抗旱性综合评价。用这 4 项指标的隶属函数值的平均值来代表抗旱性,数值越大,抗旱性越强。抗旱性排序为:6—30>4—30>龙拐>秦仲 2 号>17—17>5—152>22—22>2—23>2—32(表 6)。

表 6 杜仲无性系抗旱性的综合评价结果

Table 6 Comprehensive evaluation results of drought resistance of *E. ulmoides* clones

无性系	隶属函数值				隶属函数 平均值	抗旱能力 排序
	栅栏组织厚度	Ψ_{π}^{100}	气孔开度	厚角组织厚度		
A	0.000	0.821	0.096	0.397	0.328	7
B	0.393	0.109	0.576	0.047	0.281	8
C	0.211	0.856	0.600	0.752	0.604	2
D	0.303	0.309	0.300	0.649	0.390	5
E	0.122	0.209	0.250	0.533	0.279	9
F	0.817	1.00	1.000	1.000	0.954	1
G	0.568	0.00	0.800	0.000	0.342	6
H	1.00	0.560	0.700	0.071	0.583	3
I	0.951	0.632	0.000	0.718	0.575	4

3 结论与讨论

通过对不同无性系的叶片解剖结构和水分生理指标进行测定,发现各项指标在无性系间具有显著差异,采用主成分分析法和隶属函数法选出栅栏组织厚度、原初渗透势、气孔开度、厚角组织厚度 4 项主要指标对抗旱性进行综合评价。无性系 6—30、4—30对干旱具有较强的适应能力,可用于进一步筛选优良无性系。

结果表明,9 个杜仲无性系具有相似的旱生结构。叶片是植物进行光合作用和呼吸作用的主要器官,对于环境变化表现的更为敏感^[24]。抗旱性强的植物往往叶片较小且较厚,较厚的叶片能够储存更多的水分,较小的叶片能够降低蒸腾作用,使植物在缺水状态下能够生活更长时间。粗壮的主脉以及维管组织能够增加植物的机械强度,避免在叶片萎蔫时造成机械损伤,同时也能够提高植物的水分以及光合产物运输能力,使光合作用不因干旱而停止,维持植物生长发育。厚角组织发达,能够减少细胞失水。发达的栅栏组织不但能够避免叶肉细胞被过强的光照损伤,而且还可以使叶绿体横向分布,提高光合效率。较高的栅栏组织与海绵组织之比能提高植物叶片的紧密度,阻止水分蒸发,从而提高植物在干旱条件下的生存能力^[25]。单一的组织结构指标会随着环境的变化而发生变化,但植物组织的 CTR 和 SR 具有稳定性,抗旱性强的无性系的 CTR 大,而 SR 小。无性系 6—30 和龙拐具有较大的 CTR 和较小的 SR,但是他们的主脉厚度、栅栏组织厚度等指标并非是最大的,因此在进行抗旱性评价时各项

指标占有比权重应当进行适当的调整。应结合杜仲幼苗、杜仲成年树木以及其他树种的幼苗与成年树木进行综合分析,对各项指标所占的权重进行制定。

细胞需要生活在具有一定渗透压的环境中,当受到干旱胁迫时,细胞所处的环境会发生变化,使细胞的生理生化指标也产生变化。原初渗透势越低的植物表明植物细胞液的浓度就越大,从外界吸取水分的能力也就越大,抗旱性也就越强。细胞质壁分离时细胞膨压为 0,便无法主动吸水,此时的渗透势越低,则表明细胞维持膨压能力越强,抗旱性也就越强^[26]。同时,在质壁分离时的相对含水量越低,说明植物仅需要较少的水分来维持细胞的膨压,抗旱性也就越强^[27]。 ϵ^{\max} 值代表了细胞壁的坚硬程度,反映了植物在干旱胁迫下被动适应干旱能力的强弱。细胞在初始质壁分离时的共质体水体积跟饱和状态下共质体水体积的比值越大,细胞的渗透势也就越大,细胞吸水和储水的能力也就越强,在干旱胁迫下能够获取和保存更多的水分以维持生长发育^[28]。对植物受到干旱胁迫前后的水分指数指标进行对比,不同指标变化的幅度有较大的差异,用不同的方法进行分析,有时会得到完全相反的结果。采用主成分分析法筛选出原初渗透势作为主要指标对杜仲抗旱性进行评价,弱化其他指标的作用,使研究结果更准确客观^[29]。同时水分生理指标仅仅能反映植物对环境的适应性变化,还应结合试验地的气候与立地条件进行综合分析。

气孔是植物组织特有的器官,在植物进行光合作用和蒸腾作用时起到关键性的调控,植物可以通过对气孔的调控控制自身的代谢情况。杜仲气孔仅

分布在叶片下表面,与海绵组织一起组成通气组织^[30]。植物在受到干旱胁迫时,为了减少水分蒸发,会关闭气孔,但同时也会影响 CO₂ 进入植物,从而限制植物的光合作用。气孔的密度、大小、开闭对于植物控制蒸腾作用以及气体进出具有决定性作用。抗旱性强的植物的一个特征是气孔面积小但密度大,能够控制蒸腾作用,减少水分蒸发以及获取较大的 CO₂ 同化量^[31]。但植物通过气孔密度与面积的变化影响光合作用、蒸腾作用,进而影响抗旱性和生长发育的机理目前还未有定论。

植物对干旱的适应能力是受多种因素控制的综合性状,在不同的生长发育时期起关键作用的因素也不相同,仅使用叶片解剖结构和水分生理指标进行评价存在一定的局限与片面性。同时杜仲是一种重要的经济树种,其经济效益大于生态效益,筛选优良无性系时不单要考虑抗逆性,生长速度、药用有效成分含量、杜仲胶含量等指标都要纳入考核中。后续将结合干旱胁迫试验和产叶量、叶片杜仲胶含量等性状测定,选出能够满足不同开发利用目的的杜仲优良无性系。

参考文献:

[1] 张康健,张檀. 中国神树——杜仲[M]. 北京:经济管理出版社,1997;31-70.

[2] 周政贤,郭光典. 我国杜仲类型、分布及引种[J]. 林业科学,1980,16(Supp. 1):84-91.

[3] 乌云塔娜,杜红岩,李芳东,等. 杜仲全基因组测序重要研究成果[M]. 北京:社会科学文献出版社,2014:16-27.

[4] 王大玮,汪元超,李根前,等. 杜仲育种研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(8):7-10.

[5] 张源润,夏红玲,张浩,等. 宁夏杜仲引种试验初报[J]. 陕西林业科技,2000(4):8-11.

[6] LEVITT J. A reply to stout's 'Plant plasma membrane water permeability and slow freezing injury'[J]. Plant Cell & Environment,1980,3(3):159-160.

[7] 杨强胜,唐晓蓉,郭晓红,等. 林木耐旱技术研究进展[J]. 北方农业学报,2006(5):26-28.

[8] YAO H M,LI Y S,ZHANG T Z,*et al.* Effects of combined drought and salinity stress on germination and physiological characteristics of maize (*Zea mays*)[J]. The journal of applied ecology,2016,27(7):2301.

[9] OLMO M,LOPEZ-LGLESIAS, BÁRBARA,*et al.* Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate[J]. Plant and Soil,2014,384(1-2):113-129.

[10] 庄倩,马立华,时亚军,等. 锦带花杂交育种及新品种选育[J]. 森林工程,2018,34(4):36-39.

ZHUANG Q,MA L H,SHI Y J,*et al.* Cross-breeding and breeding of new varieties of weigela[J]. Forest Engineering,2018,34(4):36-39.

[11] 杨静慧,杨焕婷. 苹果属植物叶片角质层厚度与抗旱性[J]. 天津农学院学报,1996(3):27-29.

[12] 邱兴,樊军锋,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,FAN J F,LI X D,*et al.* Research on drought resistances on leaf anatomical structures of six new poplar clones [J]. Journal of Northwest Forestry University,2015,30(1):96-101. (in Chinese)

[13] 顾振瑜,胡景江. 元宝枫对干旱适应性的研究[J]. 西北林学院学报,1999,14(2):1-6.

GU Z Y,HU J J. A study on adaptability of maple to drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University,1999,14(2):1-6. (in Chinese)

[14] 王淼,陶大立. 长白山主要树种耐旱性的研究[J]. 应用生态学报,1998,9(1):7-10.

[15] FARSHADFAR E,KOSZEGI B,TISCHNER T,*et al.* Substitution analysis of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Plant Breeding,2010,114(6):542-544.

[16] CATTIVELLI L,RIZZA F,BADECK F W,*et al.* Drought tolerance improvement in crop plants:an integrated view from breeding to genomics[J]. Field Crops Research,2008,105(1/2):1-14.

[17] 董蕾,陈博,李吉跃. 5 个楸树无性系抗旱性的综合评价[J]. 中南林业科技大学学报,2014,34(4):30-35.

DONG L,CHEN B,LI J Y,*et al.* Drought resistance evaluation of 5 *Catalpa bungei* clones[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2014,34(4):30-35. (in Chinese)

[18] 魏永成. 杜仲杂交子代苗期表型性状遗传分析及选择[D]. 陕西杨陵:西北农林科技大学,2012.

[19] 杨秀平,周玮,李煜,等. 杜仲无性系叶片解剖结构及抗旱性评价[J]. 西北林学院学报,2016,31(1):119-125.

YANG X P,ZHOU W,LI Y,*et al.* Drought resistance and leaf anatomical structure of *Eucommia ulmoides* clones[J]. Journal of Northwest Forestry University,2016,31(1):119-125. (in Chinese)

[20] 申惠翡,赵冰,徐静静. 15 个杜鹃花品种叶片解剖结构与植株耐热性的关系[J]. 应用生态学报,2016,27(12):3895-3904.

SHEN H F,ZHAO B,XU J J. Relationship between leaf anatomical structure and heat resistance of 15 *Rhododendron cultivars*[J]. The Journal of Applied Ecology,2016,27(12):3895:3895-3904. (in Chinese)

[21] 王万里. 压力室(PRESSURE CHAMBER)在植物水分状况研究中的应用[J]. 植物生理学报,1984(3):54-59.

[22] 李靖华,郭耀煌. 主成分分析用于多指标评价的方法研究——主成分评价[J]. 管理工程学报,2002,16(1):39-43.

[23] 韩瑞宏,卢欣石,高桂娟,等. 紫花苜蓿抗旱性主成分及隶属函数分析[J]. 草地学报,2006,14(2):142-146.

HAN R H,LU X S,GAO G J,*et al.* Analysis of the principal components and the subordinate function of alfalfa drought resistance[J]. Acta Agrestia Sinica,2006,14(2):142-146. (in Chinese)

[24] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京:科学出版社,2003:19-82.

[15] 陈芳,魏怀东,周兰萍,等. 景电灌区植被覆盖遥感动态监测[J]. 西北林学院学报,2018,33(3):226-231.
CHEN F,WEI H D,ZHOU L P,*et al.* Dynamically monitoring vegetation by remote sensing in Jingtai Irrigation area[J]. Journal of Northwest Forestry University,2018,33(3):226-231. (in Chinese)

[16] 吴立新,马保东,刘善军. 基于 SPOT 卫星 NDVI 数据的神东矿区植被覆盖动态变化分析[J]. 煤炭学报,2009,34(9):1217-1222.
WU L X,MA B D,LIU S J. Analysis to vegetation coverage change in Shendong mining area with SPOT NDVI data[J]. Journal of China Coal Society,2009,34(9):1217-1222. (in Chinese)

[17] 刘英,侯恩科,岳辉. 基于 MODIS 的神东矿区植被动态监测与趋势分析[J]. 国土资源遥感,2017,29(2):132-137.
LIU Y,HOU E K,YUE H. Dynamic monitoring and trend analysis of vegetation change in Shendong mining area based on MODIS[J]. Remote Sensing for Land & Resources,2017,29(2):132-137. (in Chinese)

[18] 岳辉,刘英. 基于 NDVI-Albedo 特征空间的陕西省干旱与荒漠化遥感监测[J]. 西北林学院学报,2019,34(1):198-205.
YUE H,LIU Y. Monitoring of drought and desertification in Shaanxi Province based on NDVI-Albedo space [J]. Journal of Northwest Forestry University,2019,34(1):198-205. (in Chinese)

[19] 白宇. 采煤扰动区地表植被指数时空变化分析研究—以翼城矿区为例[D]. 太原:太原理工大学,2017.

[20] 冯洁,侯恩科,王苏健. 宁东煤炭基地煤炭开采对地下水的影
响预测[J]. 地质通报,2018,37(12):2184-2191.
FENG J,HOU E K,WANG S J. The prediction of the influence of coal mining on the groundwater in eastern Ningxia coal production base[J]. Geological Bulletin of China,2018,37(12):2184-2191. (in Chinese)

[21] 王发民,张庆平,高军. 宁东煤炭资源开发的可持续发展[J]. 宁夏大学学报:自然科学版,2007,28(1):89-93.
WANG F M,ZHANG Q P,GAO J. How to realize the sustainable exploitation of the coal resource of east Ningxia[J]. Journal of Ningxia University:Natural Science Edition,2007,28(1):89-93. (in Chinese)

[22] GUO W B,YU X Y,LIU Z R. Analysis of mining subsidence disasters in Loess Gully areas and its control countermeasures[J]. Applied Mechanics & Materials,2015,737(13):456-460.

[23] 张平仓,王文龙,唐克丽,等. 神府一东胜矿区采煤塌陷及其对环境
影响初探[J]. 水土保持研究,1994,1(4):35-44.

[24] LASAPONARA R. On the use of principal component analysis(PCA)for evaluating interannual vegetation anomalies from Spot/Vegetation NDVI temporal series[J]. Ecological Modelling,2006,194(4):429-434.

[25] ATUL K P,SANJAY K G. A Comparative assessment of temperature data from different sources for dehradun,Uttarakhand,India[J]. Journal of Meteorological Research,2016,6:1019-1032.

[26] 赵英时. 遥感应用分析原理与方法[M]. 北京:科学出版社,2003:445-446.

(上接第 107 页)

[25] 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,2003,24(1):64-67.

[26] TURNER N C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status[J]. Plant & Soil,1981,58(1/3):339-366.

[27] CHEUNG Y N S,TYREE M T,DAINTY J. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations[J]. Canadian Journal of Botany,1975,53(13):1342-1346.

[28] 刘存海,李秧秧. 黄龙山南缘典型木本植物叶性状与叶压力——容积曲线参数间的关系[J]. 西北林学院学报,2013,28(6):1-5.
LIU C H,LI Y Y. Relationships between leaf traits and PV curve parameters in the typical deciduous woody plants occurring in southern Huanglong Mountain[J]. Journal of Northwest Forestry University,2013,28(6):1-5. (in Chinese)

[29] 闫子娟,赵鑫,郝蕾,等. 利用 PV 曲线水分参数评价 16 种植物抗旱性[J]. 西部林业科学,2017(1):112-116.

[30] 赵文赛. 玉米叶片气孔发育对干旱的响应以及重复干旱对玉米光合作用和抗旱性的影响[D]. 陕西杨陵:西北农林科技大学,2016.

[31] 于海秋,武志海,沈秀瑛,等. 水分胁迫下玉米叶片气孔密度、大小及显微结构的变化[J]. 吉林农业大学学报,2003,25(3):239-242.
YU H Q,WU Z H,SHEN X Y,*et al.* Changes of stomatal density,length,width and microstructure of maize leaves under water stress[J]. Journal of Jilin Agricultural University,2003,25(3):239-242. (in Chinese)