

平欧杂种榛叶片解剖结构的抗旱性研究

李嘉诚¹, 罗 达², 史彦江², 宋锋惠^{1,2*}

(1 新疆农业大学 林学与园艺学院, 乌鲁木齐 830052; 2 新疆林业科学院 经济林研究所, 乌鲁木齐 830063)

摘 要:为研究平欧杂种榛在新疆干旱地区的生态适应性,以新疆伊犁察布查尔县种质资源汇集圃内的 38 个品种(系)平欧杂种榛为试验材料,采用石蜡制片法,应用光学显微技术测定了叶片上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度(栅海比)、栅栏组织结构紧密度和海绵组织结构疏松度等 9 个抗旱相关的解剖结构特征参数,并进行统计分析和抗旱性综合评价。结果表明:(1)不同品种(系)主脉厚度、上下表皮厚度、叶片厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均表现出极显著水平差异,叶片上表皮厚度、下表皮厚度、叶片厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度之间呈极显著相关和显著相关关系。(2)主成分分析表明,第 1、2、3 主成分的特征值分别为 3.109、2.614 和 1.884,前 3 个主成分的累计贡献率达 84.52%,基本能概括所有指标的主要信息。(3)采用聚类分析法将 38 个材料分成 5 大类;隶属函数法综合评价抗旱能力显示,材料 84-48、81-21、84-310、F-03、B-11、85-162 的抗旱性较强,材料 85-127、85-88、B-21、80-4 的抗旱性较差。

关键词:平欧杂种榛;叶片解剖结构;聚类分析;隶属函数法;抗旱性

中图分类号:Q945.79; S664.4 **文献标志码:**A

Study on Drought Resistance of Leaf Anatomical Structure of *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*

LI Jiacheng¹, LUO Da², SHI Yanjiang², SONG Fenghui^{1,2*}

(1 Forestry and Horticulture Institute, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2 Institute of Economic Forestry, Xinjiang Academy of Forestry Science, Urumqi 830063, China)

Abstract: In order to study the ecological adaptability of *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana* in the arid regions of Xinjiang, we collected 38 varieties (lines) of *C. heterophylla* × *C. avellana* from the planting resources collection in Chabuchaer County, Xinjiang, and applied the paraffin wax method. The optical microscopy technique was used to determine the epidermal thickness, epidermis thickness, leaf thickness, main vein thickness, palisade tissue thickness, sponge tissue thickness, palisade tissue thickness/sponge tissue thickness (gate-to-sea ratio), palisade tissue tightness and sponge, looseness of tissue structure. These nine drought-related anatomical structural parameters were used with statistical analysis and comprehensive evaluation of drought resistance. The results showed that: (1) the differences in main vein thickness, upper and lower epidermis thickness, leaf thickness, palisade tissue thickness and sponge tissue thickness of different varieties (lines) showed extremely significant levels, and there was a significant correlation and significant correlation between epidermal thickness, epidermis thickness, leaf thickness, palisade tissue thickness and sponge tissue thickness. (2) Principal component analysis showed that the eigen-

收稿日期:2018-12-04;修改稿收到日期:2019-02-20

基金项目:新疆维吾尔自治区重点研发项目(2016B01005-2)

作者简介:李嘉诚,(1991—),男,硕士研究生,主要从事经济林栽培研究。E-mail:1730293902@qq.com

* 通信作者:宋锋惠,研究员,硕士生导师,主要从事林木遗传育种研究。E-mail:1834106320@qq.com

values of the first, second and third principal components were 3.109, 2.614 and 1.884, respectively. The cumulative contribution rate of the first three principal components was 84.52%, which basically summarized the main information of all indicators. (3) The cluster analysis method was used to divide 38 varieties (lines) into five categories. The comprehensive evaluation of drought resistance by the membership function method showed that 84-48, 81-21, 84-310, F-03, B-11, and 85-162 had strong drought resistance, 85-127, 85-88, B-21, and 80-4 drought resistance is poor.

Key words: *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*; leaf anatomical structure; cluster analysis; membership function method; drought resistance

植物在长期的进化过程中,受外界温度、水分、光照等环境因素的影响,形成了一系列特定的外部形态特征。环境对植物的长期作用影响了植物的形态建成,使其形成了适应环境的形态结构,而结构又是功能的基础,植物结构的变化必然影响其生理生态功能^[1]。叶片被认为是植物进化过程中对环境变化最为敏感且可塑性较强的器官,在各种选择压力下形成了不同的应对逆境的适应类型,其形态与解剖结构特征最能体现植物对环境的适应^[2]。叶片解剖结构可反映植物对干旱胁迫的适应能力^[3]。叶片结构在不同种类的植物之间具有明显的差异^[6],由于环境条件的不同,同种植物叶片的解剖结构表现出明显的差异^[4-6]。研究表明,叶片解剖结构中的多项指标都与植物抗旱性有着密切的关系^[7]。因此,研究叶片解剖结构,对其各项指标数据进行统计分析,能够对植物的抗旱性进行辅助评价。本研究旨在通过比较研究不同品种(系)平欧杂种榛叶片解剖结构,从中筛选抗旱性强的优良品种,以期平欧杂种榛在新疆干旱区的广泛推广栽培提供科学参考。

平欧杂种榛 (*Corylus heterophylla* Fisch × *Corylus avellana* L.)是由中国原产的平榛 (*Corylus heterophylla* Fisch) 与外来引进的欧洲榛 (*Corylus avellana* L.) 种间远缘杂交选育出的优良栽培种^[8]。以往国内外学者有关榛子的研究主要集中在遗传多样性^[9-10]、光合特征^[11-12]、生理生态特性^[13-14]以及生产栽培技术^[15]等方面。自1993年起,新疆林业科学院宋锋惠等^[16]陆续开展了平欧杂种榛的引种、驯化、优良品种筛选等研究。然而,对于平欧杂种榛抗旱性方面的研究报道极少,特别是从叶片解剖结构的角度探讨平欧杂种榛抗旱性方面的研究尚很缺乏。在新疆等西部干旱半干旱区,水分是制约平欧杂种榛生长和产量的重要限制因子,平欧杂种榛出现了一系列的生理反应,如:叶片蕉叶、部分品种产量过低及果实充仁不完全。因此研究平欧杂种榛叶片解剖结构,可以弥补平欧杂种榛在形态解剖学上的缺陷,探索抗旱生理机制,对于选

育品种优良的平欧杂种榛、扩大栽种区及引种培育有着深远的意义。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地点位于新疆维吾尔自治区伊犁哈萨克自治州察布查尔县南郊的平欧杂种榛种质资源汇集圃 (81°8'E, 43°45'N), 该区属大陆性北温带, 气候干旱, 年均温 10.3 °C, 年日照 2 711.55 h, 相对湿度 63%, 年均降水量 301.6 mm, 多集中在 4~7 月份, 无霜期 163 d。

1.2 试验材料

以现有的种质资源汇集圃中不同品种(系)平欧杂种榛为试材, 供试材料共计 38 份, 分别为: 84-545、82-32、T2-02、84-376、82-15、84-263、F-03、N1、85-119、双秋一号、85-88、1-25、F-04、85-83、80-4、84-72、B-11、T2-01、84-310、82-11、85-41、84-226、85-162、80-13、84-48、85-127、85-57、84-256、84-36、81-21、85-76、84-102、82-8、B-21、85-202、85-140、B-3 和 82-4。在所选品种(系)中选择长势良好、树势均一、无病虫害具有代表性的 3~5 株树体作为样株。采样时, 在样株东、南、西、北四个方向的中部 1 年生枝条上选择发育成熟的健康功能叶片 5 枚, 立即放入配置好的 FAA 固定液中, 迅速带回实验室用于叶片显微解剖结构测定。

1.3 试验方法

1.3.1 叶片预处理 参照徐青^[17]的方法, 采用改进后的双重染色技术对样本进行石蜡切片分析。将固定好的叶片, 经各个梯度酒精(70%、85%、95%、100%和 100%)脱水, 番红染色, 二甲苯透明, 石蜡包埋切片(厚度 6~8 μm), 番红-固绿双重染色, 中性树胶封片, 与显微镜相连的 Nikon 照相机拍照。

1.3.2 叶片解剖结构观察与测定 利用显微镜对每个品种的切片依次观测解剖结构参数: 叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、上表皮厚度、下表皮厚度, 每个指标测定 30 个视野后取平均

值。并计算栅海比、叶片结构紧密度和疏松度。

栅海比 = 栅栏组织厚度 / 海绵组织厚度

叶片结构紧密度 (%) = 栅栏组织厚度 / 叶片厚度

叶片结构疏松度 (%) = 海绵组织厚度 / 叶片厚度

1.3.3 数据统计分析 采用 Excel 2007 和 SPSS 19.0 对数据进行方差分析、相关性分析和主成分分析, 聚类分析和隶属函数法对各品种的耐旱性强弱进行抗旱性综合评价。用公式 $X(\mu) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ 计算其隶属函数值, 式中 X 为各指标测定值, X_{\max} 和 X_{\min} 分别为某一测定指标内的最大值和最小值。最后求得各抗旱指标隶属函数值平均值, 其值越大表示耐旱性越强^[3]。

2 结果与分析

2.1 平欧杂种榛叶片解剖结构特征

由图 1 可知, 榛子叶为异面叶, 不同品种叶片的上表皮厚度均大于下表皮, 上表皮细胞呈长形至椭圆形, 下表皮细胞较小且不规则。叶肉组织由栅栏组织和海绵组织构成, 其中栅栏组织细胞呈长柱型, 排列整齐、紧密, 均 2~3 层; 海绵组织在栅栏组织与下表皮之间, 排列疏松, 形状不规则, 细胞间隙大。

主脉中维管束排列均匀紧密, 木质部较为发达, 木质部中的导管腔大而明显, 由 5~7 层细胞整齐排列成放射线状; 形成层较明显, 由数层薄壁细胞构成; 韧皮部细胞多层, 但较木质部薄, 细胞较小, 排列整齐。

2.2 不同品种(系)平欧杂种榛解剖结构参数比较分析

栅栏组织可减少叶片的水分蒸腾, 提高其光合

效能, 栅栏组织越厚, 抗旱保水能力越强; 相对于栅栏组织, 海绵组织越发达, 抗旱性越差。栅海比也是评价叶片抗旱性的指标之一, 栅海比越大, 说明栅栏组织多而海绵组织少, 则叶片的抗旱性就越强。叶片组织结构紧密度和疏松度是表示叶片栅栏组织、海绵组织与叶片厚度之间关系的重要指标, 对抗旱性也有重要的意义^[18]。由表 1 可以看出, 平欧杂种榛主脉平均厚度 702.46 μm , 最厚为 84-256 和 85-162, 最薄为 1-25, 上、下表皮细胞的平均厚度分别为 17.67 和 11.65 μm , 栅栏组织和海绵组织平均厚度分别为 107.02 和 56.20 μm 。叶片厚度为 128.31~246.26 μm , 最厚的是 80-13, 明显高于其他品种, 最薄的是 85-162 和 F-04(分别为 128.31 和 150.66 μm); 上表皮厚度为 11.85~25.93 μm , 最厚的是 T2-02, 最薄的是 1-25, 二者分别明显高于和低于其他品种; 下表皮厚度中最厚的是 T2-02(15.30 μm), 显著高于其他品种, 最薄的是 82-4, 仅为 8.68 μm ; 栅栏组织厚度中最厚的是 84-545 和 84-226(分别为 136.95 和 132.67 μm), 明显高于其他品种, 最薄的是 85-162, 仅为 70.32 μm ; 海绵组织厚度为 30.41~79.41 μm , 最厚的是 84-72, 最薄的是 85-162, 二者分别明显高于和低于其他品种。

2.3 叶片解剖结构参数间的相关性分析

叶片上表皮厚度与下表皮厚度呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 相关系数为 0.236(表 2); 叶片厚度与海绵组织厚度、栅栏组织和下表皮厚度均呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 0.609、0.490 和 0.237; 栅栏组织厚度与栅海比、紧密度均呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 0.159 和 0.345, 与海绵组织呈极显著负相关, 相关系数为 -0.202;

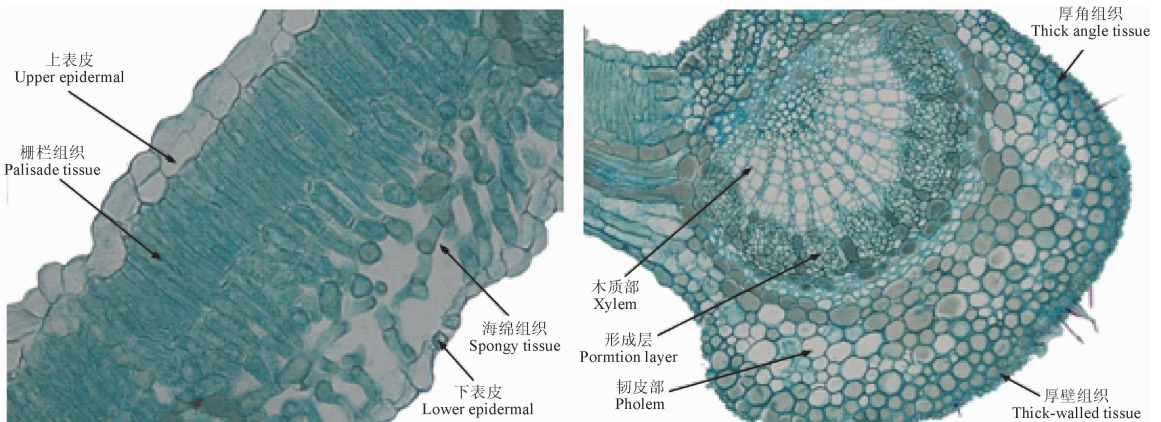


图 1 平欧杂种榛叶片与主脉解剖结构示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the anatomical structure of the leaves and main veins of *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*

表 1 平欧杂种榛叶片解剖结构参数
Table 1 Anatomical parameters of leaf of *C. heterophylla* × *C. avellana*

品种(系)	Variety (line)	$X_1/\mu\text{m}$	$X_2/\mu\text{m}$	$X_3/\mu\text{m}$	$X_4/\mu\text{m}$	$X_5/\mu\text{m}$	$X_6/\mu\text{m}$	X_7	$X_8/\%$	$X_9/\%$
84-545	84-545	572.22±13.15	16.77±2.62	13.02±2.51	212.72±13.34	136.95±11.75	51.57±9.37	2.74±0.56	0.64±0.05	0.24±0.05
82-32	82-32	580.03±14.48	18.53±2.19	13.25±2.51	185.96±15.08	114.39±11.52	51.08±7.57	2.29±0.45	0.62±0.05	0.28±0.05
T2-02	T2-02	642.61±80.09	25.93±3.77	15.30±1.42	215.20±19.98	114.81±13.55	57.38±9.74	2.04±0.35	0.53±0.05	0.27±0.04
84-376	84-376	522.56±28.25	18.47±3.49	13.45±1.54	220.59±19.54	119.76±14.95	65.18±10.05	1.88±0.37	0.55±0.09	0.30±0.05
82-15	82-15	539.79±69.96	17.51±2.13	11.81±2.01	201.95±9.68	123.22±10.44	52.85±4.60	2.34±0.25	0.61±0.05	0.26±0.02
84-263	84-263	879.00±309.23	18.12±4.04	12.20±1.67	217.44±17.67	125.37±11.69	63.02±7.54	2.01±0.30	0.58±0.05	0.29±0.04
F-03	F-03	610.38±20.52	22.14±2.39	11.78±1.95	174.66±5.38	90.11±5.93	46.30±4.64	1.97±0.26	0.52±0.04	0.27±0.03
N1	N1	586.21±9.50	16.04±2.54	11.33±1.60	159.20±12.03	77.51±6.74	46.69±7.43	1.7±0.35	0.49±0.04	0.29±0.04
85-119	85-119	865.52±44.31	13.02±1.70	10.71±0.70	204.87±13.28	116.75±7.83	62.97±7.21	1.88±0.29	0.57±0.05	0.31±0.03
双秋一号 ShuangqiuYihao		611.12±19.61	13.82±1.95	9.79±1.01	188.42±9.85	107.24±9.22	50.22±5.56	2.17±0.40	0.57±0.05	0.27±0.05
85-88	85-88	461.00±13.47	12.84±1.26	9.42±1.51	195.34±12.15	105.52±14.20	58.44±7.94	1.84±0.37	0.54±0.06	0.30±0.04
1-25	1-25	437.06±121.46	11.85±3.11	9.41±2.55	181.51±48.67	98.58±24.60	48.78±12.07	2.06±0.25	0.54±0.03	0.27±0.04
F-04	F-04	650.86±165.72	24.82±12.01	11.65±3.22	150.66±30.29	76.73±18.55	42.94±10.45	1.80±0.39	0.51±0.06	0.29±0.04
85-83	85-83	448.05±93.38	19.98±4.08	12.00±2.94	205.41±53.10	116.16±30.57	56.68±15.57	2.11±0.31	0.57±0.04	0.27±0.03
80-4	80-4	947.71±284.97	15.12±3.51	10.67±2.37	198.94±41.62	115.39±25.61	52.98±11.54	2.23±0.38	0.58±0.05	0.27±0.03
84-72	84-72	597.18±127.26	12.68±2.69	9.36±2.09	163.05±35.95	92.07±20.14	79.41±22.12	1.89±0.66	0.56±0.05	0.31±0.04
B-11	B-11	723.65±178.27	13.39±3.32	9.15±2.14	163.26±35.89	90.01±20.63	56.48±20.11	1.97±0.27	0.55±0.05	0.28±0.02
T2-01	T2-01	722.75±162.71	17.22±4.65	10.66±2.77	157.33±35.08	84.97±18.96	41.61±8.61	2.16±0.29	0.54±0.03	0.25±0.03
84-310	84-310	517.46±110.34	19.81±13.79	10.15±2.11	205.08±51.89	120.26±31.47	55.82±16.19	2.21±0.35	0.59±0.05	0.27±0.03
82-11	82-11	1025.45±309.96	15.02±3.08	10.00±2.36	171.78±35.06	93.31±19.84	46.76±10.58	2.01±0.30	0.54±0.04	0.27±0.04
85-41	85-41	683.92±14.88	15.13±1.12	10.91±1.33	200.97±6.87	115.00±6.87	52.83±7.00	2.23±0.40	0.57±0.05	0.26±0.03
84-226	84-226	571.27±15.03	15.96±1.39	12.11±1.09	234.61±16.47	132.67±5.40	66.86±10.70	2.05±0.40	0.57±0.03	0.28±0.04
85-162	85-162	1069.86±130.86	14.35±1.20	10.48±0.70	128.31±5.22	70.32±5.49	30.41±2.36	2.33±0.35	0.55±0.04	0.24±0.03
80-13	80-13	602.39±34.88	19.83±2.17	13.51±1.52	246.26±42.92	124.27±17.55	74.70±21.59	1.78±0.43	0.51±0.06	0.30±0.05
84-48	84-48	593.96±12.02	22.97±1.30	12.03±1.03	185.91±6.73	95.13±8.44	46.73±3.79	2.05±0.24	0.51±0.05	0.25±0.02
85-127	85-127	654.67±18.94	15.96±1.10	10.51±1.34	204.06±12.59	128.37±11.68	48.31±2.79	2.67±0.33	0.63±0.03	0.24±0.02
85-57	85-57	891.83±158.46	15.61±1.29	11.66±1.40	176.77±5.74	93.29±4.25	49.33±5.88	1.91±0.22	0.53±0.02	0.28±0.03
84-256	84-256	1269.65±276.53	23.19±1.54	11.76±1.14	237.41±34.36	129.05±15.43	60.51±11.57	2.18±0.35	0.55±0.05	0.25±0.03
84-36	84-36	793.97±43.20	18.30±1.86	11.14±0.92	197.56±4.80	114.87±10.19	49.42±4.76	2.36±0.38	0.58±0.05	0.25±0.03

续表 1 Continued Table 1

品种(系) Variety (line)	X ₁ /μm	X ₂ /μm	X ₃ /μm	X ₄ /μm	X ₅ /μm	X ₆ /μm	X ₇	X ₈ /%	X ₉ /%
81-21	803.51±106.43	19.86±1.57	11.06±0.77	178.35±9.78	95.81±6.15	46.58±3.68	2.08±0.28	0.54±0.04	0.26±0.03
85-76	947.92±22.28	21.98±2.47	12.37±1.02	198.80±12.10	106.88±5.90	56.85±7.46	1.91±0.26	0.54±0.04	0.28±0.02
84-102	954.21±25.31	22.75±3.85	13.75±1.44	199.57±6.86	106.98±5.61	50.60±4.10	2.13±0.23	0.54±0.04	0.25±0.03
82-8	609.63±11.04	19.12±1.74	11.18±0.66	200.52±8.57	115.10±6.63	49.86±5.48	2.35±0.37	0.57±0.04	0.25±0.03
B-21	660.68±103.50	24.72±2.12	13.87±1.45	210.24±9.09	114.36±8.29	51.55±5.40	2.24±0.30	0.54±0.04	0.25±0.03
85-202	834.21±39.97	16.90±0.88	11.69±1.20	189.06±8.84	107.59±10.24	47.48±4.77	2.30±0.38	0.57±0.05	0.25±0.03
85-140	553.98±15.70	13.67±1.16	8.90±0.77	196.55±13.91	114.91±7.33	51.05±7.34	2.29±0.34	0.59±0.05	0.26±0.03
B-3	633.40±13.34	20.00±1.23	11.37±0.95	196±15.31	108.50±8.84	48.64±3.99	2.24±0.26	0.55±0.03	0.25±0.02
82-4	675.50±68.86	14.78±1.04	8.68±0.78	204.46±16.45	128.14±9.88	52.93±4.91	2.44±0.24	0.63±0.03	0.26±0.03
平均值 Mean	702.46	17.67	11.65	196.62	107.02	56.20	2.12	0.56	0.27
方差 Std	210.51	4.13	2.07	27.46	21.36	19.38	0.42	0.06	0.04
变异系数 CV/%	0.30	0.23	0.18	0.14	0.20	0.34	0.20	0.10	0.14
F 测验 F value	453.17**	6.17**	0.71	6.94**	21.23**	25.60**	0.53	0.78	1.64*

注: X₁, 主脉厚度; X₂, 上表皮厚度; X₃, 下表皮厚度; X₄, 叶片厚度; X₅, 栅栏组织厚度; X₆, 海绵组织厚度; X₇, 栅海比值; X₈, 叶片紧密度; X₉, 叶片疏松度。* 表示在 0.05 水平上显著相关, ** 表示在 0.01 的水平上显著相关。下表同

Note: X₁, Main vein thickness; X₂, Thickness of upper epidermal; X₃, Thickness of lower epidermal; X₄, Leaves thickness; X₅, Palisade tissue thickness; X₆, Spongy tissue thickness; X₇, Palisade and spongy tissue ratio; X₈, Tightness of leaves palisade tissue structure; X₉, Looseness of leaves spongy tissue structure. * indicates significant correlation at 0.05 level, ** indicates significant correlation at 0.01 level. The same as below

表 2 叶片解剖结构参数间相关系数

Table 2 The correlation analysis coefficient between leaf anatomical structure parameters

参数 Parameter	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉
X ₁	1								
X ₂	0.028	1							
X ₃	-0.028	0.236**	1						
X ₄	-0.088*	0.095*	0.237**	1					
X ₅	-0.019	0.038	0.013	0.609**	1				
X ₆	-0.159**	-0.005	0.214**	0.490**	-0.202**	1			
X ₇	-0.010	-0.030	-0.060	0.053	0.159**	-0.024	1		
X ₈	-0.087*	-0.104*	-0.084	0.034	0.345**	0.178**	0.675**	1	
X ₉	-0.065	-0.035	0.022	-0.012	-0.002	0.253**	-0.826**	-0.200**	1

海绵组织厚度与紧密度、疏松度和下表皮细胞厚度均呈极显著正相关($P < 0.01$),相关系数分别为 0.178、0.253 和 0.214;栅海比与紧密度和疏松度分别呈极显著正相关和负相关($P < 0.01$),相关系数分别为 0.675 和 -0.826 ;紧密度与疏松度呈极显著负相关($P < 0.01$),相关系数为 -0.200 。其他解剖结构参数之间尽管存在一定的正相关或负相关,但均不显著($P > 0.05$)。

2.4 叶片解剖结构参数的主成分分析

结果表明(表 3),前 3 个主成分的特征值分别为 3.109、2.614 和 1.884,累计贡献率达 84.52%,超过 80%,表明前 3 个主成分基本概括了所有参数的主要信息。在第 1、2、3 主成分中,将 3 个主成分的特征向量系数按照绝对值大小依次排列,第 1 主成分居前 5 位的分别为海绵组织厚度、叶片厚度、栅栏组织厚度、紧密度和栅海比,第 2 主成分居前 4 位的分别为栅海比、疏松度、紧密度和栅栏组织厚度,第 3 主成分居前 3 位的分别为叶片上表皮厚度和下表皮厚度和疏松度。可见,第 1 主成分主要由海绵组织厚度、叶片厚度及栅栏组织厚度等因素决定,综合反映了 38 个平欧杂种榛的抗旱能力,可认为第 1 主成分是与增强机械支撑相关因子的综合;第 2 主成分是与疏导水分相关因子的综合,对于第 3 主成分中叶片上、下表皮厚度的载荷量最大,因此第 3 主成分与提高叶片贮水能力相关。

2.5 叶片解剖结构抗旱性的聚类分析

聚类分析结果表明(图 2),当阈值大于 10 时,38 个品种(系)平欧杂种榛可划分为 5 个类群,第 I 大类包括 13 个品种(系),分别为 84-36、85-202、82-8、

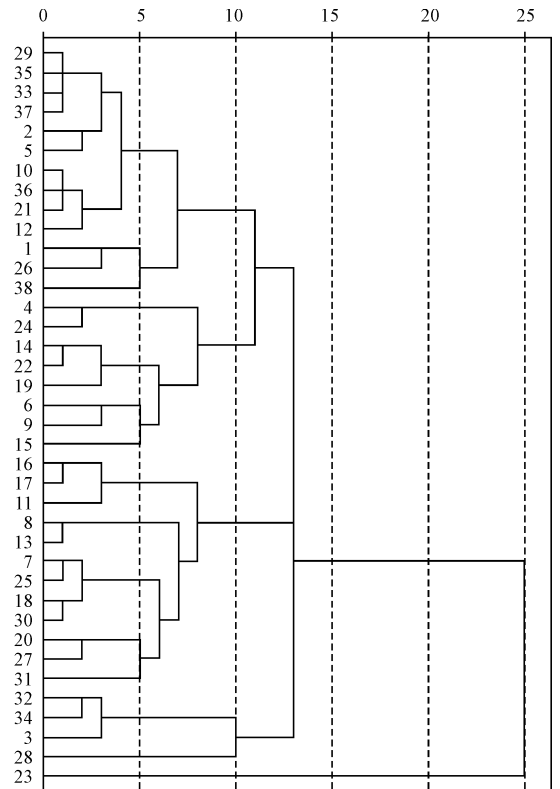


图 2 38 个品种(系)平欧杂种榛的 UPGMA 距离聚类图
Fig. 2 UPGMA distance clustering diagram of 38 varieties (lines) of *C. heterophylla* × *C. avellana*

表 3 叶片解剖结构参数的主成分分析

Table 3 Principal component analysis of leaf anatomical structure parameters

解剖结构参数 Anatomical structure parameter	主成分 Principal component		
	1	2	3
X_1	-0.257	-0.065	0.321
X_2	0.179	0.275	0.899
X_3	0.322	0.438	0.721
X_4	0.946	0.212	0.029
X_5	0.788	0.551	-0.221
X_6	0.979	-0.152	-0.084
X_7	0.344	-0.911	0.202
X_8	0.560	-0.722	-0.241
X_9	0.030	0.787	-0.545
特征值 Eigenvalue	3.109	2.614	1.884
贡献率 Variance contribution rate/%	34.546	29.043	20.932
累积贡献率 Cumulative contribution rate/%	34.546	63.588	84.520

B-3、82-32、82-15、双秋一号、85-140、85-41、1-25、84-545、85-127 和 82-4,主要表现在海绵组织厚度、上表皮厚度、叶片厚度和栅海比较高;第Ⅱ类包括 12 个品种(系),分别为 84-72、B-11、85-88、N1、F-04、F-03、84-48、T2-01、81-21、82-11、85-57 和 85-76,主要表现在栅栏组织厚度、下表皮厚度、叶片厚度、海绵组织厚度均较低。第Ⅲ类包括 8 个品种(系),分别为 84-376、80-13、85-83、84-226、84-310、84-263、85-119 和 80-4,主要表现在各解剖结构参数表现居中程度。第Ⅳ类居群包括 84-102、B-21、T2-02 和 84-256,其主脉厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度均较大。第Ⅴ类居群为 85-162,主要表现为主脉厚度偏大,栅栏组织和海绵组织均最低,其他指标均为中等。

2.6 叶片解剖结构的隶属函数分析

隶属函数法是一种较好的综合评价抗旱性的方法,其平均值越大,抗旱性越强。隶属函数分析提供了一条在多指标测定基础上对植株抗旱性进行综合评价的途径,可以避免单一指标的片面性,进而提高抗旱性评价的可靠性和准确性。在叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅海比、叶片紧密度及叶片疏松度 8 个指标中,38 个平欧杂种榛品种(系)抗旱性的隶属函数综合分析结果表明(表 4),隶属函数值较大的为 84-48、81-21、84-310、F-03、B-11、85-162,表现出较强的抗旱性,而 85-127、85-88、B-21、80-4 隶属函数值较小,表明其抗旱性较差,其他品种(系)居中。

3 讨论

植物叶片是反映植物在不同生态环境条件下特点的首要器官,其形态结构是对自身生理代谢的需要和外界环境的逐渐适应。叶片是植物对环境变化最为敏感的器官之一,叶片解剖结构均由表皮、叶肉、叶脉 3 部分组成,叶片的组织结构与植物的抗旱性有着密切的关系^[19]。

本研究发现,平欧杂种榛叶片为异面叶,叶片由紧密排列的上表皮、栅栏组织、疏松的海绵组织和下表皮构成。不同品种(系)平欧杂种榛叶片解剖结构特征参数之间均表现出不同程度的差异,体现了榛树对环境长期适应性进化的结果。叶片的表皮细胞、叶片厚度、栅栏组织、海绵组织等都与植物的抗旱性关系密切。一般而言,栅栏组织越厚,海绵组织越薄,栅海比越大,叶片的抗旱性越强,反之,则抗旱性差。本研究发现,不同品种(系)平欧杂种榛叶片

上表皮细胞厚实且紧密。栅栏组织越厚,叶片结构紧密度越大,说明叶肉细胞排列越紧密,也更加抗旱。海绵组织越厚,叶片疏松度越大,说明叶肉细胞排列较疏松,叶片抗旱性越差^[20-21]。主脉主要起传导和支持的作用,发达的中脉不仅能很好地输送水分、养分而且有保水、贮水的作用中脉越厚,叶片越能适应干旱,其抵御干旱的能力越强^[22]。郭素娟等^[23]在研究板栗叶片解剖结构特征及其与抗旱性的关系时也得出,叶片厚实且紧密的上表皮细胞能够减少叶片内的水分流失,降低蒸腾速率,从而提高水分利用效率,适应干旱的气候环境。还有研究表明,栅栏组织不仅能高效运输水分、增加叶肉细胞面积,同时细胞内含有的较多、较大的叶绿体能够增强光合作用,从而增强抗旱性^[24]。本研究中,不同品种(系)平欧杂种榛栅栏组织厚度在 70.32~136.95 μm 范围,其中 84-545 和 84-226 最厚,85-162 最薄,表明从栅栏组织厚度来看,84-545 和 84-226 抗旱性较强,85-162 抗旱性较差。海绵组织结构疏松,其主要功能是气体交换和蒸腾作用,其厚度与抗旱性成正比^[25]。不同品种(系)平欧杂种榛海绵组织厚度为 30.41~79.41 μm ,最厚的是 84-72,最薄的是 85-162,二者分别明显高于和低于其他品种,表明从海绵组织厚度来看,84-72 的抗旱性较弱,85-162 抗旱性较差,其他品种(系)居中。平欧杂种榛主脉平均厚度 702.46 μm ,最厚为 84-256 和 85-162,最薄为 1-25,说明其 84-256 和 85-162 抗旱性较强,1-25 抗旱性较差。研究结果发现,单一从某一方面进行抗旱性评价不足以说明平欧杂种榛的抗旱性强弱,须从多指标、多种评价方法出发才更具科学性及正确性。

植物的抗旱性受多种因素共同影响,抗旱适应性评价体系主要包括以下几方面:植株形态、生物量、光合特征、生理生化特征、显微结构特征等^[26]。叶片解剖结构特征可反映植物对于干旱等逆境的适应能力,是进行植物耐旱性综合评定的重要指标。就叶片解剖结构而言,抗旱性特征多样,本研究选择的抗旱指标均是在总结前人大量研究成果^[27-29]的基础上,筛选出被公认的具有代表性的抗旱结构,因而能够较好地反映平欧杂种榛的抗旱机制和抗旱能力。本研究发现,各平欧杂种榛品种(系)主脉突起均较明显,表明平欧杂种榛主脉具有一定的控水能力,从而增强抗旱性。然而,从不同品种(系)来看,85-162 的主脉厚度明显高于其他品种(系),而栅栏组织和海绵组织的结果却表明其抗旱性较差,这表

表 4 38 个品种(系)平欧杂种榛叶片解剖结构参数抗旱隶属函数值比较
 Table 4 Comparison of leaf anatomical structure parameters of 38 varieties (lines)
 of *C. heterophylla* × *C. avellana*

品种(系) Variety (line)	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	总值 Total	抗旱性排序 Order of drought resistant
84-545	0.440	0.424	0.463	0.715	0.547	0.440	0.383	0.527	0.420	0.484	14
82-32	0.503	0.485	0.407	0.648	0.313	0.549	0.381	0.552	0.403	0.471	18
T2-02	0.662	0.411	0.363	0.512	0.401	0.304	0.361	0.501	0.604	0.458	23
84-376	0.492	0.348	0.568	0.474	0.374	0.468	0.544	0.515	0.488	0.474	17
82-15	0.264	0.353	0.393	0.524	0.348	0.464	0.569	0.569	0.576	0.451	27
84-263	0.387	0.199	0.485	0.505	0.504	0.549	0.437	0.385	0.503	0.439	31
F-03	0.337	0.519	0.433	0.572	0.508	0.589	0.578	0.634	0.561	0.526	4
N1	0.437	0.283	0.483	0.485	0.601	0.616	0.315	0.365	0.510	0.455	26
85-119	0.767	0.329	0.374	0.371	0.447	0.423	0.450	0.422	0.564	0.461	22
双秋一号 Shuangqiuyihao	0.455	0.524	0.541	0.569	0.477	0.433	0.402	0.356	0.530	0.476	16
85-88	0.394	0.397	0.428	0.508	0.344	0.481	0.408	0.386	0.456	0.422	36
1-25	0.458	0.468	0.343	0.554	0.627	0.499	0.410	0.641	0.515	0.502	10
F-04	0.506	0.594	0.312	0.228	0.437	0.408	0.420	0.464	0.491	0.429	34
85-83	0.326	0.498	0.444	0.632	0.499	0.625	0.485	0.280	0.547	0.482	14
80-4	0.414	0.609	0.300	0.302	0.454	0.421	0.426	0.356	0.350	0.404	38
84-72	0.354	0.410	0.503	0.571	0.408	0.313	0.609	0.390	0.492	0.450	29
B-11	0.615	0.462	0.503	0.593	0.564	0.519	0.420	0.493	0.514	0.520	5
T2-01	0.567	0.433	0.504	0.498	0.536	0.405	0.407	0.456	0.433	0.471	19
84-310	0.603	0.296	0.675	0.461	0.397	0.567	0.545	0.689	0.555	0.532	3
82-11	0.677	0.416	0.432	0.549	0.398	0.459	0.588	0.387	0.317	0.469	20
85-41	0.486	0.353	0.544	0.494	0.386	0.703	0.628	0.594	0.359	0.505	9
84-226	0.361	0.404	0.539	0.429	0.537	0.509	0.357	0.483	0.492	0.457	24
85-162	0.441	0.441	0.375	0.577	0.649	0.637	0.350	0.477	0.713	0.518	6
80-13	0.489	0.582	0.626	0.478	0.382	0.368	0.577	0.594	0.316	0.490	12
84-48	0.650	0.466	0.586	0.349	0.405	0.795	0.452	0.711	0.697	0.568	1
85-127	0.520	0.432	0.416	0.424	0.432	0.360	0.291	0.373	0.553	0.422	35
85-57	0.232	0.482	0.586	0.546	0.296	0.328	0.655	0.613	0.309	0.450	28
84-256	0.738	0.660	0.443	0.363	0.280	0.306	0.556	0.430	0.407	0.465	21
84-36	0.297	0.428	0.369	0.481	0.381	0.469	0.612	0.485	0.369	0.432	33
81-21	0.616	0.507	0.557	0.549	0.587	0.613	0.444	0.611	0.383	0.541	2
85-76	0.612	0.553	0.511	0.571	0.481	0.399	0.496	0.455	0.477	0.506	8
84-102	0.443	0.510	0.414	0.784	0.471	0.548	0.440	0.565	0.424	0.511	7
82-8	0.475	0.540	0.595	0.493	0.380	0.396	0.505	0.288	0.269	0.438	32
B-21	0.244	0.295	0.508	0.611	0.408	0.445	0.285	0.409	0.451	0.406	37
85-202	0.637	0.612	0.498	0.317	0.399	0.352	0.450	0.614	0.408	0.476	15
85-140	0.315	0.442	0.398	0.499	0.396	0.497	0.583	0.454	0.409	0.444	30
B-3	0.504	0.566	0.447	0.491	0.475	0.553	0.394	0.483	0.515	0.492	11
82-4	0.296	0.405	0.378	0.689	0.285	0.786	0.737	0.244	0.284	0.456	25

明平欧杂种榛叶片不同解剖结构参数与抗旱性之间没有一致的相关性。因此,本研究通过主成分分析、聚类分析及隶属函数值法对 38 个品种(系)平欧杂种榛的抗旱性进行了综合评价,结果表明,84-48、81-21、84-310、F-03、B-11 和 85-162 的抗旱性较强。然而,本研究仅从叶片解剖结构对平欧杂种榛的抗旱性进行比较分析,且对平欧杂种榛的生理生化机制尚不清楚,其他几项评价体系也有待于进一步研究。

综上所述,从叶片解剖结构特征的比较来看,所选 9 个参数可以作为平欧杂种榛抗旱的形态解剖指

标,通过方差分析、主成分分析及抗旱综合评价方法—隶属函数值法对 38 个品种(系)平欧杂种榛的抗旱性进行分析和综合评价后得出平欧杂种榛抗旱能力大小的排序,为相关品种的推广栽培以及今后有目的地选育抗旱性强的品种提供了科学参考。然而,这种评价只是对平欧杂种榛抗旱能力进行横向比较,而对于上述筛选出的抗旱性品种能否适应其他地区的气候条件以及能否在其他地区表现出品种自身良好的抗旱遗传特性还需结合当地的气候、土壤条件等进一步开展区域试验。

参考文献:

- [1] 李鸿雁,李志勇,师文贵,等. 内蒙古扁蓿豆叶片解剖性状与抗旱性的研究[J]. 草业学报,2012,21(3): 138-146.
LI H Y, LI Z Y, SHI W G, et al. A study on leaf anatomic traits and drought resistance of *Medicago ruthenica* in Inner Mongolia [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(3): 138-146.
- [2] KEITH A. MOTT, ARTHUR C. GIBSON, JAMES W. O'LEARY. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 5(6): 455-460.
- [3] 郭改改,封 斌,麻保林,等. 不同区域长柄扁桃叶片解剖结构及其抗旱性分析[J]. 西北植物学报,2013,33(4): 720-728.
GUO G G, FENG B, MA B L, et al. Leaf anatomical structures of different regional *Amygdalus pedunculata* Pall. and their drought resistance analysis [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(4): 720-728.
- [4] 蔡永立,宋永昌. 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[J]. 植物生态学报,2001,25(1): 90-98, T003, T004.
CAI Y L, SONG Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China i. leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 90-98, T003, T004.
- [5] 高建平,王彦涵,陈道峰. 不同产地华中五味子叶表皮结构和导管分子的解剖学特征及其与环境因子的关系[J]. 西北植物学报,2003,23(5): 715-723.
GAO J P, WANG Y H, CHEN D F. Anatomical characteristics of leaf epidermis and vessel elements of *Schisandra sphenanthera* from different districts and their relationships to environmental factors [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(5): 715-723.
- [6] 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,2005,25(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, 25(1): 39-44.
- [7] 李芳兰,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报,2005,(B08): 118-127.
LI F L, BAO W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, (B08): 118-127.
- [8] 梁维坚,解 明,董德芬. 榛子新品种选育研究[J]. 中国果树,2000,(2): 4.
LIANG W J, XIE M, DONG D F. Study on breeding of new variety of hazelnut [J]. *China Fruits*, 2000, (2): 4.
- [9] 马庆华,陈 新,赵天田,等. 应用 FISH-AFLP 技术分析平欧杂种榛主栽品种的遗传关系[J]. 中国农业科学,2013,46(23): 5 003-5 011.
MA Q H, CHEN X, ZHAO T T, et al. Analysis of the genetic relationship of the main cultivars of Ping'ou hybrid hazelnut (*C. heterophylla* × *C. avellana*) by FISH-AFLP markers [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(23): 5 003-5 011.
- [10] OZTURK S C, OZTURK S E, CELIK I, et al. Molecular genetic diversity and association mapping of nut and kernel traits in Slovenian hazelnut (*Corylus avellana*) germplasm [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2017, 13: 16.
- [11] TOMBESI S, PALLIOTTI A, PONI S, et al. Influence of light and shoot development stage on leaf photosynthesis and carbohydrate status during the adventitious root formation in cuttings of *Corylus avellana* L. [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 973.
- [12] 史彦江,罗青红,宋锋惠,等. 高温胁迫对新疆榛光合参数和叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报,2012,23(9): 2 477-2 482.
SHI Y J, LUO Q H, SONG F H, et al. Effects of high temperature stress on photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of Xinjiang hybrid hazels [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(9): 2 477-2 482.
- [13] ROSTAMIKIA Y, TABARI KOUCHAKSARAEI M, ASGHARZADEH A, et al. The effect of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and physiological characteristics of *Corylus avellana* seedlings [J]. *Ecopersia*, 2016, 4(3): 1 471-1 479.
- [14] 张 丽,贾志国,马庆华,等. 盐碱胁迫对平欧杂种榛生长及

- 叶片内源激素含量的影响[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(3): 394-401.
- ZHANG L, JIA Z G, MA Q H, *et al.* Effects of saline-alkali stresses on the growth and endogenous hormone contents in leaves of hybrid hazelnut liaozhen 3 [J]. *Forest Research*, 2015, **28**(3): 394-401.
- [15] 宋锋惠, 罗 达, 史彦江, 等. 不同修枝强度对平欧杂种榛生长与结实特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2017, **45**(11): 17-20, 31.
- SONG F H, LUO D, SHI Y J, *et al.* Effects of different pruning intensities on growth and fruiting characteristics of corylus heterophylla fish. × *C. avellana* L. [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2017, **45**(11): 17-20, 31.
- [16] 宋锋惠, 史彦江, 卡得尔. 大果杂交榛子引种及优良品种的选育[J]. 东北林业大学学报, 2007, **35**(5): 87-89.
- SONG F H, SHI Y J, KA D E. Introduction of hybrid hazel producing large nuts and breeding of superior species [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, **35**(5): 87-89.
- [17] 徐 青. 植物石蜡切片双重染色技术的改进[J]. 宁夏农学院学报, 1999, (2): 89-90.
- XU Q. Improvement of double staining technique for plant paraffin sections [J]. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 1999, (2): 89-90.
- [18] 张金玲, 李玉灵, 庞梦丽, 等. 臭柏异形叶解剖结构及其抗旱性的比较[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(9): 1 756-1 763.
- ZHANG J L, LI Y L, PANG M L, *et al.* Comparison of drought resistance of anatomical structure in the heterophylly mechanism of *Sabina vulgaris* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(9): 1 756-1 763.
- [19] 李晓储, 黄利斌, 张永兵, 等. 四种含笑叶解剖性状与抗旱性的研究[J]. 林业科学研究, 2006, **19**(2): 177-181.
- LI X C, HUANG L B, ZHANG Y B, *et al.* Studies on leaf anatomic indexes and their relations to drought resistance of the four species of *Michelia* [J]. *Forest Research*, 2006, **19**(2): 177-181.
- [20] 潘 昕, 邱 权, 李吉跃, 等. 基于叶片解剖结构对青藏高原 25 种灌木的抗旱性评价[J]. 华南农业大学学报, 2015, **36**(2): 61-68.
- PAN X, QIU Q, LI J Y, *et al.* Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structures of 25 shrubs on the Tibetan Plateau [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2015, **36**(2): 61-68.
- [21] 唐婧文, 吴思政, 梁文斌, 等. 湖南引种蓝莓叶片结构特征的比较及其耐旱性研究[J]. 经济林研究, 2017, **35**(4): 90-98.
- TANG J W, WU S Z, LIANG W B, *et al.* Leaf structure characteristics and drought resistance of blueberry in Hunan Province [J]. *Nonwood Forest Research*, 2017, **35**(4): 90-98.
- [22] 张 义, 王得祥, 宋 彬, 等. 基于叶片解剖结构的西宁市 11 种城市森林植物抗旱性评价[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, **42**(8): 86-92, 98.
- ZHANG Y, WANG D X, SONG B, *et al.* Leaf anatomical structure based drought resistance evaluation of 11 urban forest plants in Xining City [J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2014, **42**(8): 86-92, 98.
- [23] 郭素娟, 武燕奇. 板栗叶片解剖结构特征及其与抗旱性的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, **46**(9): 51-59.
- GUO S J, WU Y Q. Leaf anatomical structure characteristics and drought resistance of Chinese chestnut [J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2018, **46**(9): 51-59.
- [24] 翟晓巧, 任媛媛, 刘艳萍, 等. 8 种落叶乔木抗旱性相关叶片的解剖结构[J]. 东北林业大学学报, 2013, **41**(9): 42-45.
- ZHAI X Q, REN Y Y, LIU Y P, *et al.* Drought resistance of eight deciduous trees and anatomical structure of leaves [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, **41**(9): 42-45.
- [25] 郝日明, 李晓征, 胡金良. 遮荫处理下多脉青冈和金叶含笑叶解剖结构变化研究[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(6): 1 083-1 088.
- HAO R M, LI X Z, HU J L. Leaf structural change of cyclobalanopsis multinervis and michelia foveolata after shaded treatment [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, **25**(6): 1 083-1 088.
- [26] 张德巧, 徐增莱, 褚晓芳, 等. 蓝莓叶片与抗旱性相关的解剖结构指标研究[J]. 果树学报, 2008, **25**(6): 864-867.
- ZHANG D Q, XU Z L, CHU X F, *et al.* Study on leaf anatomical structure indexes related to drought resistance of blueberry [J]. *Journal of Fruit Science*, 2008, **25**(6): 864-867.
- [27] 郭 敏, 强科斌, 张晓庆, 等. 华扁穗草叶片的形态解剖结构观察[J]. 甘肃农业大学学报, 2007, **42**(1): 82-87.
- GUO M, QIANG K B, ZHANG X Q, *et al.* Study on morphological anatomy of leaf in *Blysmus sinocompressus* [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2007, **42**(1): 82-87.
- [28] 王六英, 赵金花. 偃麦草属(*Elytrigia* Desv.) 3 种牧草营养器官解剖结构与抗旱性的研究[J]. 干旱区资源与环境, 2001, **15**(S1): 23-27.
- WANG L Y, ZHAO J H. Studies on the relationships between anatomical structures of vegetative organs and the drought resistance in three *Elytrigia* species [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2001, **15**(S1): 23-27.
- [29] 王 晖, 周守标, 史国芹. 假俭草和结缕草营养器官结构对抗逆性的影响[J]. 植物研究, 2007, **27**(6): 701-707.
- WANG H, ZHOU S B, SHI G Q. Structure of vegetative organs of *Eremochloa ophiuroides* and *Zoysia japonica* related with resistance [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2007, **27**(6): 701-707.