

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2013.05.022

糜子叶片解剖结构与其抗旱性关联研究^{*}

张盼盼¹ 慕芳^{1,2} 宋慧¹ 屈洋¹ 王鹏科¹ 冯佰利¹

(1. 西北农林科技大学旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西杨凌 712100;
2. 陕西省长武县农业技术推广中心, 长武 713600)

摘要: 运用光学显微镜和扫描电镜对3个抗旱性不同的糜子品种的叶片解剖结构进行观察分析,并运用方差分析、聚类分析、相关分析和隶属函数法对其进行抗旱性评价。结果表明,糜子叶片具有旱生结构特征,叶肉细胞呈长方形,且长轴方向垂直与叶片表面,上下表面都有气孔分布,下表皮气孔下陷,气孔密度大于上表皮,上下表皮被有蜡质和表皮毛;参试材料18个旱生结构指标中的10个差异显著或极显著,并聚为4类;通过相关分析筛选出叶肉细胞表面积、上表皮长细胞长度、下表皮气孔长度、泡状细胞长度是各类的典型指标,应用隶属函数法综合评价参试糜子品种抗旱能力,由强到弱依次为:陇糜8号、内糜5号、榆糜3号。

关键词: 糜子 叶片 解剖结构 抗旱性 聚类分析

中图分类号: S516; S313 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2013)05-0119-08

Anatomical Structure and Drought Resistance in Broomcorn Millet Leaf

Zhang Panpan¹ Mu Fang^{1,2} Song Hui¹ Qu Yang¹ Wang Pengke¹ Feng Baili¹

(1. State Key Laboratory of Crop Stress Biology on Drought Regions, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China
2. Agriculture Technology and Popularization Center of Changwu County in Shaanxi Province, Changwu 713600, China)

Abstract: The leaves anatomical structures of three broomcorn millet varieties were observed and analyzed by optical microscopy and scanning electron microscopy, and their drought resistances were evaluated by ANOVA analysis, clustering analysis, correlation analysis and subordinate function. The results showed that broomcorn millet leaves had the xerophytic structure characteristics. The mesophyll cells were rectangular, and their long axis was perpendicular to blade surface; stomas distributed in up and down epidermis, stomas in down epidermis were sunken, and their density was larger than that in up epidermis. Moreover, the up and down epidermis had wax and epidermal hair. There were significant or extreme significant differences in 10 indices out of 18 selected indices and clustered into four groups. Through correlation analysis, mesophyll cell size, long cell length of up epidermis, stomata length of down epidermis and alveolar cells length were selected as the typical index of each group, respectively. According to the results of subordinate function, the sorting order of drought resistance from strong to weak was Longmi No. 8, Neimi No. 5 and Yumi No. 3.

Key words: Broomcorn millet Leaf Anatomical structure Drought resistance Clustering analysis

引言

随着全球气候的变迁、干旱频繁发生,水分亏缺对作物产量造成的损失超过其他非生物胁迫之和,

干旱问题越来越引起人们的重视。叶片的形态适应性能够最先反映植物对环境的适应性^[1~2],因此,近年来,在植物叶片形态结构对干旱环境响应与适应方面研究较多^[3~7],已有研究发现在干旱条件下,叶

收稿日期: 2012-05-22 修回日期: 2012-08-14

^{*} 农业部公益性行业(农业)科研专项资助项目(200903007)和国家谷子、糜子产业技术体系及西北农林科技大学唐仲英育种基金资助项目(50)

作者简介: 张盼盼,博士生,主要从事糜子抗逆生理研究,E-mail: zpp35@163.com

通讯作者: 冯佰利,教授,博士生导师,主要从事作物高产生态生理技术及小杂粮栽培、育种研究,E-mail: 7012766@163.com

片结构对干旱的适应策略主要是向着增强储水性、降低蒸腾、提高光合效率等 3 个方面发展^[3]。植物叶片越厚,表皮细胞越大,储水能力相对越强,则抗旱性越强;角质层越发达,植物蒸腾受到的限制就越大;叶肉中栅栏组织发达,海绵组织简化,单位面积的气孔数目越多,越有利于光合作用。

糜子(*Panicum miliaceum* L.)抗旱、耐瘠薄^[8],是干旱半干旱地区重要的粮食作物和经济作物^[9]。关于糜子抗旱方面的研究多集中于糜子对干旱逆境的生理生态响应^[10~15]、抗旱遗传资源^[16~19]及抗旱基因^[20~23]等方面,而关于糜子叶片旱生结构的研究相对较少。近年来,有研究者对糜子的叶表面结构进行了初步观察,发现糜子叶片上、下表面均有较厚的角质膜且分布有大量蜡质,气孔分布于叶表面,且下陷^[24];糜子叶片超微结构研究发现糜子籽粒灌浆中期前,各功能叶片叶肉细胞排列整齐,叶绿体基粒片层清晰,线粒体基质浓厚、嵴数目多,灌浆中期后,叶片开始衰老,叶绿体的基粒和基质片层解体,线粒体嵴数目减少,细胞解体^[25]。由于同一种作物不同品种的叶片解剖结构存在差异^[26],因此探讨不同糜子品种的叶片解剖结构及其抗旱性对糜子抗旱机理研究具有重要的意义。本文选取抗旱性不同的糜子品种,通过光学显微镜和扫描电镜对其灌浆中期叶片解剖结构、叶表皮特征进行研究,初步确立适于筛选糜子抗旱的形态解剖结构指标体系,为其抗旱性鉴定和抗旱指标筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2008 年 6~9 月在西北农林科技大学农作一站干旱棚进行。该站位于黄土高原南部半湿润易旱区(108°E,34°N),海拔高度 520 m,年平均降水量为 660 mm,主要集中在 7~9 月,为暖温带半湿润气候。试验地土壤为壤土,前茬休闲。选用糜子品种陇糜 8 号、内糜 5 号和榆糜 3 号为试验材料。小区面积 10.0 m²(2.0 m×5.0 m),随机区组排列,重复 3 次。6 月 25 日播种,播种前对每个小区灌水,播种后 1d 测得土壤含水率为 19%,三叶期间定苗,整个生育期内无自然降水和人工灌水,开花期测得土壤含水率为 16%。其他田间管理按照国家糜子品种区域试验要求进行。

1.2 叶片采集

始花期选择同一天开花、生长一致且无病虫害的糜子主茎,挂牌标记,在糜子灌浆中期进行取样,每小区取 2 株,1 株用于显微结构,1 株用于扫描电镜,重复 3 次。

1.3 叶片显微结构观测

分别切取旗叶、倒二叶、倒三叶中部 1 cm×1 cm 的叶片,用 FAA 型固定液固定(福尔马林 5 mL、冰醋酸 5 mL,70% 乙醇 90 mL,配制 100 mL)固定 24 h 以上,酒精梯度脱水,二甲苯透明处理,恒温箱中浸蜡,包埋,切片,粘片与展片,番红(0.5%~1%)、固绿(0.1%)染色,加拿大树胶封片,在 Olympus 显微镜下观察,用测微尺测量叶片厚度、叶肉细胞表面积、角质层厚度、叶脉间距、表皮细胞表面积等,每个指标重复测量 10 个数值,求其平均值。用测微尺测量,用数码显微照相^[27]。

1.4 叶表皮扫描电镜观测

分别切取旗叶、倒二叶和倒三叶叶片中部 2 mm×2 mm 的叶片,清水冲洗后,用 3%~4% 戊二醛固定,在 4℃ 冰箱内静置 12 h,然后用磷酸缓冲液漂洗,丙酮梯度脱水、乙酸乙酯渗透,CO₂ 干燥,用双面胶将叶片的上表面和下表面分别固定在样台上,喷镀后观察并拍照^[28]。用 E-尺软件测量气孔、气孔器的长度,长细胞、泡状细胞的大小以及表皮毛的长度,统计单位叶面积气孔密度。每个重复测量 10 个数据,求其平均值。

1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 和 DPS 6.55 统计软件对相关数据进行处理和统计分析。

隶属函数计算公式为

$$U(\chi_i) = (\chi_i - \chi_{\min}) / (\chi_{\max} - \chi_{\min})$$

式中 χ_i ——指标测定值

$\chi_{\max}$ 、 $\chi_{\min}$ ——所有参试品种叶片某一指标的最大值、最小值

如果某一指标与品种抗旱性呈负相关,则利用反隶属函数进行转换,计算公式为

$$U(\chi_i) = 1 - (\chi_i - \chi_{\min}) / (\chi_{\max} - \chi_{\min})$$

2 结果与分析

2.1 糜子叶片显微结构特征

在光学显微镜下观察到糜子叶片横切面结构,结果如下:糜子叶表皮均有较厚的角质层。上、下表皮均由一层细胞组成,细胞排列整齐,不含叶绿体。气孔分布在叶的两面,下陷明显,孔下室较大(图 1a、图 1b)。这些结构特征可有效防治水分蒸腾^[29]。叶肉细胞呈长方形,紧靠上下表皮,其长轴与表皮细胞垂直;只有一层叶肉细胞围绕着维管束鞘,叶肉细胞内分布着数量有限的叶绿体(图 1c、图 1d),而大面积的叶绿体主要集中在维管束鞘的内侧。这种结构可以使植物提高光合作用效率,而光合作用增强,是植物抵御干旱的重要因素之一;微

管组织发达,主脉结构复杂,具有2个维管束,这对水分充足时大量蒸腾非常有利(图1b);在两个叶脉间有巨大的泡状细胞,能够充分吸水,对植物抵御干旱非常有利(图1e、图1f)。

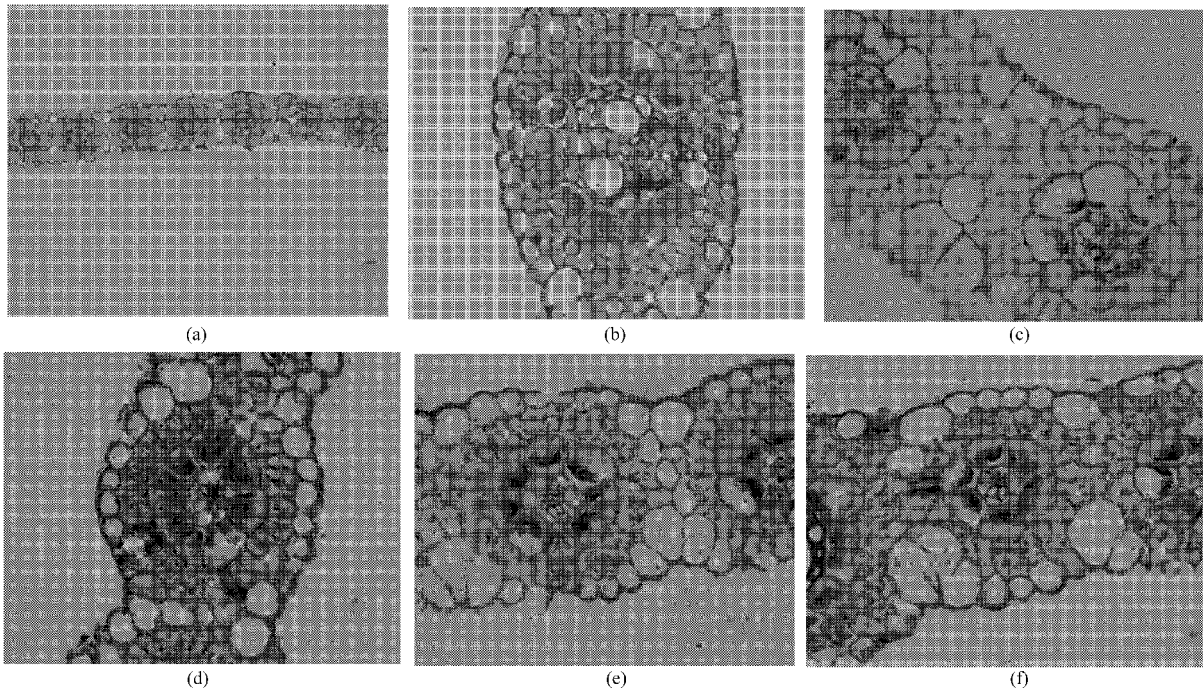


图1 糜子叶片显微结构观察

Fig.1 Leaf micro-structure of broomcorn millet

(a) 陇糜8号倒二叶横切片(×100) (b) 陇糜8号倒三叶横切片(×400) (c) 内糜5号倒三叶横切片(×400)
(d) 内糜5号旗叶横切片(×400) (e) 陇糜8号倒二叶横切片(×400) (f) 榆糜3号旗叶横切片(×400)

2.2 糜子叶表皮结构特征

扫描电镜观察结果表明:糜子叶片的上、下表皮细胞形状规则,细胞表面凹凸明显,由长型细胞、短型细胞组成,基本上顺叶长轴成行排列(图2c、图2d),且都有气孔分布,在叶缘与中脉之间分布较均匀(图2a、图2b);气孔由4个细胞组成,2个肾形保卫细胞和2个副卫细胞(图2e),分布在叶下表皮,为规则型气孔,气孔下陷,特别是气孔的2个肾形保卫细胞相对副卫细胞明显地下陷,而气孔周围的副卫细胞相对较突出,但整个气孔是下陷的,气孔器均为长椭圆形,气孔或闭合或开放(图2f);上、下表皮气孔均有大量蜡质包围,上表皮气孔蜡质平滑(图2c),下表皮气孔蜡质粗糙,且表面具多数片状突起(图2d),蜡质的存在对表皮细胞起到保护作用,防止太阳的灼伤;上、下表皮均有毛被分布,上表皮毛分布相对稀疏,下表皮毛分布相对密集(图2a、图2b)。上下表皮毛的形态结构基本相同,都为单细胞毛。有粗壮的绒毛遮蔽叶片,可防治日光灼伤叶片,减少叶面水分蒸发,保持叶面空气湿度,有利于光合作用^[30]。

2.3 糜子叶片旱生结构比较

2.3.1 叶片解剖结构数量特征

由表1可以看出,各叶位的叶肉细胞表面积、叶

片厚度、上下表皮角质层厚度、上下表皮细胞表面积在陇糜8号中最大,其次是内糜5号,最后是榆糜3号,而叶脉间距在3个品种中表现的趋势则相反。从叶位来看,各品种叶片解剖特征参数随着叶位的上升而增大,即从小到大依次为旗叶、倒二叶、倒三叶。相同叶位不同品种间经过多重比较发现,除倒三叶叶脉间距离各品种间无显著差异,陇糜8号各叶位的叶片解剖特征与内糜5号、榆糜3号基本上表现差异显著。例如,在旗叶中,叶肉细胞表面积、叶脉间距、上下表皮细胞表面积在每2个品种间均表现差异显著,陇糜8号上下表皮角质层厚度与内糜5号、榆糜3号差异显著,内糜5号上下表皮角质层厚度与榆糜3号差异不显著。

2.3.2 叶表皮结构数量特征

通过对糜子叶片表皮结构的扫描电镜观察表明(表2),不同品种间,各叶位的上下表皮气孔长度、上下表皮气孔器长度、上下表皮气孔密度在陇糜8号中均最小,内糜5号中均居中,榆糜3号中均最大;而上下表皮长细胞长度、泡状细胞长度、上下表皮短毛长在各品种中的表现趋势则相反,即由从小到大依次为榆糜3号、内糜5号和陇糜8号。同品种不同叶位间比较,上下表皮气孔长度、上下表皮气孔器长度从大到小依次为旗叶、倒二叶、倒三叶,然而

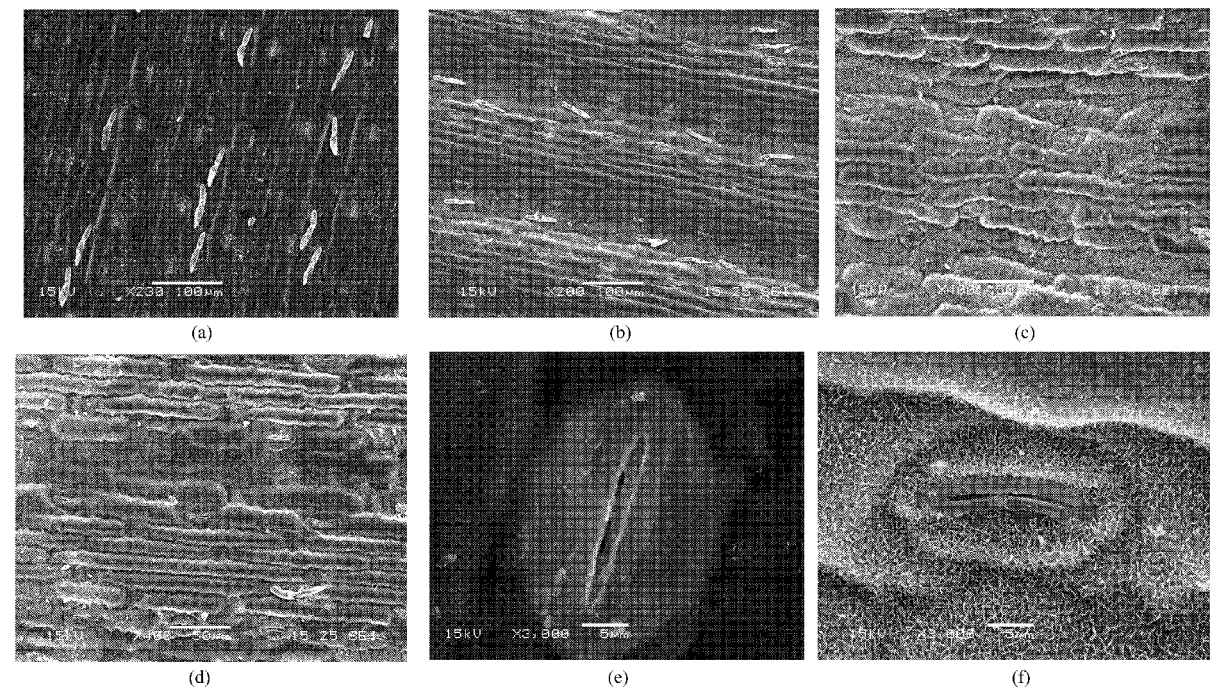


图2 糜子叶表面结构的扫描电镜观察

Fig. 2 Leaf surface structure of broomcorn millet by scanning electron microscope

(a) 陇糜8号上表皮表皮结构 (b) 陇糜8号下表皮表皮结构 (c) 榆糜3号上表皮表皮细胞
(d) 陇糜8号下表皮表皮细胞 (e) 榆糜3号上表皮气孔 (f) 榆糜3号下表皮气孔

上下表皮气孔密度、上下表皮长细胞长度、泡状细胞长度、上下表皮短毛长从大到小依次为倒三叶、倒二叶、旗叶。方差分析和多重比较表明,陇糜8号各叶位的叶表皮特征参数与榆糜3号对应叶位的叶表皮特征参数均存在显著差异 ($P\leq0.05$);除陇糜8号旗叶下表皮长细胞长度、倒二叶上表皮气孔器长度和下表皮气孔密度、倒三叶下表皮气孔器长度、上表皮长细胞长度和泡状细胞长度与内糜5号相应叶位的对应参数之间无显著差异外,该两个品种的各指标间均存在显著差异 ($P\leq0.05$)。

表1 糜子不同品种不同叶位叶片解剖结构特征

Tab.1 Leaf structure characters in different leaf positions of different broomcorn millet cultivars								
叶位	品种	叶肉细胞 面积/ μm^2	叶片 厚度/ μm	叶脉间 距/ μm	角质层厚度/ μm		细胞表面积/ μm^2	
					上表皮	下表皮	上表皮	下表皮
旗叶	陇糜8号	508.3 $\pm$ 4.0 ^a	161.5 $\pm$ 2.2 ^a	113.6 $\pm$ 1.8 ^c	5.4 $\pm$ 0.5 ^a	5.3 $\pm$ 0.4 ^a	307.1 $\pm$ 3.6 ^a	292.5 $\pm$ 3.2 ^a
	内糜5号	421.1 $\pm$ 3.2 ^b	157.2 $\pm$ 1.9 ^{ab}	123.5 $\pm$ 1.6 ^b	3.9 $\pm$ 0.3 ^b	3.9 $\pm$ 0.3 ^b	272.9 $\pm$ 2.8 ^b	247.1 $\pm$ 2.5 ^b
	榆糜3号	377.2 $\pm$ 3.6 ^c	150.4 $\pm$ 2.7 ^b	135.6 $\pm$ 2.1 ^a	3.4 $\pm$ 0.5 ^b	3.3 $\pm$ 0.2 ^b	198.6 $\pm$ 1.8 ^c	177.8 $\pm$ 1.5 ^c
倒二叶	陇糜8号	323.6 $\pm$ 3.8 ^a	158.4 $\pm$ 2.7 ^a	110.2 $\pm$ 1.5 ^c	4.2 $\pm$ 0.2 ^a	3.8 $\pm$ 0.1 ^a	291.8 $\pm$ 2.6 ^a	271.1 $\pm$ 2.8 ^a
	内糜5号	289.4 $\pm$ 3.6 ^{ab}	154.6 $\pm$ 3.8 ^a	123.4 $\pm$ 1.2 ^b	3.8 $\pm$ 0.1 ^a	3.7 $\pm$ 0.1 ^a	223.9 $\pm$ 2.1 ^b	204.3 $\pm$ 2.5 ^b
	榆糜3号	252.6 $\pm$ 3.0 ^b	135.0 $\pm$ 3.5 ^b	139.8 $\pm$ 1.8 ^a	2.9 $\pm$ 0.1 ^b	2.8 $\pm$ 0.1 ^b	168.9 $\pm$ 1.3 ^c	166.3 $\pm$ 1.8 ^c
倒三叶	陇糜8号	316.9 $\pm$ 3.1 ^a	156.9 $\pm$ 3.5 ^a	105.5 $\pm$ 1.4 ^a	4.1 $\pm$ 0.2 ^a	3.9 $\pm$ 0.3 ^a	230.8 $\pm$ 3.6 ^a	200.5 $\pm$ 2.5 ^a
	内糜5号	277.8 $\pm$ 2.7 ^{ab}	150.5 $\pm$ 3.6 ^a	118.8 $\pm$ 1.1 ^a	3.5 $\pm$ 0.1 ^a	3.0 $\pm$ 0.4 ^b	182.2 $\pm$ 2.3 ^b	173.3 $\pm$ 2.4 ^b
	榆糜3号	215.6 $\pm$ 2.3 ^b	129.3 $\pm$ 3.0 ^b	110.5 $\pm$ 1.2 ^a	2.7 $\pm$ 0.2 ^b	2.1 $\pm$ 0.1 ^c	140.9 $\pm$ 2.0 ^c	124.7 $\pm$ 2.2 ^c
F 值		8.887 [*]	0.680	1.262	0.772	1.445	1.432	1.621
变异系数		27.401	7.342	9.755	21.156	25.353	25.570	26.254

注:同一叶位栏中同列不同字母表示在5%水平上差异显著,*和**分别表示达到5%、1%显著水平,下同。

2.4 叶片旱性结构特征指标的筛选及品种抗旱力的综合评价

由观测结果来看(表1和表2),虽然叶片厚度、叶脉间距、上下表皮角质层厚度、上下表皮细胞面积以及上下表皮气孔密度8个指标对糜子抗旱性分

析具有一定的价值,但在各品种间无显著差异,因此根据方差分析结果选定其余10项指标作为评价抗旱性指标。因为只有选择彼此独立的有代表性的指标,才能获得评价抗旱能力的最优方案,为此结合文献[31~32],首先采用分层聚类法将10项指标聚

为 4 类(图 3),第 1 类包括叶肉细胞表面积;第 2 类包括上、下表皮细胞长度;第 3 类包括上、下表皮气孔长度和上、下表皮气孔器长度;第 4 类包括上、下表皮短毛长和泡状细胞长度。其次根据相关指数的

大小以及变异系数来确定各类中的典型指标(表 1~3),最终筛选出最具代表性的 4 个指标,分别为叶肉细胞表面积、上表皮长细胞长度、下表皮气孔长度、泡状细胞长度。

表 2 糜子不同品种不同叶位叶表皮结构特征

Tab. 2 Leaf epidermis structure characters in different leaf position of different broomcorn millet cultivars												
叶位	糜子品种	上表皮	下表皮	上表皮气	下表皮气	上表皮	下表皮	上表皮长	下表皮长	泡状细	上表皮	下表皮
		气孔长	气孔长	孔器长	孔器长	气孔密度	气孔密度	细胞	细胞	胞长度	短毛长	短毛长
		度/μm	度/μm	度/μm	度/μm	/个·nm ⁻²	/个·nm ⁻²	长度/μm	长度/μm	/μm	/μm	/μm
旗叶	陇糜 8 号	16.5±0.4 ^c	11.1±0.1 ^c	28.0±0.8 ^c	24.0±0.9 ^b	36.7±1.5 ^b	44.3±1.8 ^b	184.4±2.4 ^a	152.3±2.1 ^a	103.20±2.8 ^a	63.77±1.7 ^a	56.83±1.8 ^a
	内糜 5 号	18.5±0.5 ^b	15.9±0.7 ^b	32.4±1.1 ^b	30.3±0.4 ^a	37.6±1.6 ^{ab}	46.6±2.1 ^a	169.6±2.1 ^b	125.9±1.9 ^a	73.86±1.9 ^b	56.83±1.5 ^b	49.13±1.3 ^b
	榆糜 3 号	20.2±0.3 ^a	17.3±0.6 ^a	35.2±0.6 ^a	31.0±1.9 ^a	38.3±1.7 ^a	47.7±2.2 ^a	133.6±2.3 ^c	93.2±1.8 ^b	63.77±1.7 ^b	52.97±1.5 ^b	34.70±1.1 ^c
倒二叶	陇糜 8 号	17.9±0.5 ^c	13.6±0.3 ^c	30.5±1.5 ^b	26.8±1.0 ^b	33.8±1.5 ^b	37.1±1.6 ^b	181.1±2.5 ^a	143.2±2.1 ^a	96.25±1.5 ^a	58.93±1.9 ^a	49.95±1.5 ^a
	内糜 5 号	19.4±0.2 ^b	16.0±0.1 ^b	32.6±1.9 ^b	31.5±1.8 ^a	35.2±1.3 ^a	39.5±1.8 ^b	155.6±2.3 ^b	118.7±1.7 ^b	65.48±1.2 ^b	53.45±1.6 ^{ab}	44.68±1.4 ^b
	榆糜 3 号	20.3±0.4 ^a	18.3±0.2 ^a	35.5±0.5 ^a	33.8±1.8 ^a	36.3±1.5 ^a	45.4±2.6 ^a	127.2±2.0 ^c	112.8±1.4 ^b	49.71±1.4 ^c	52.49±1.6 ^{ab}	24.40±1.0 ^c
倒三叶	陇糜 8 号	18.3±0.2 ^c	15.8±0.4 ^c	31.2±1.2 ^{ab}	29.2±1.2 ^b	23.9±1.0 ^c	32.4±1.4 ^c	154.9±2.8 ^a	138.7±1.9 ^a	72.15±1.4 ^a	58.37±2.2 ^a	45.72±1.8 ^a
	内糜 5 号	20.2±0.5 ^b	17.7±0.5 ^b	32.7±1.6 ^a	31.3±1.4 ^b	27.7±1.0 ^b	36.2±1.4 ^b	144.6±2.5 ^a	110.8±1.1 ^b	71.98±1.3 ^a	52.88±2.0 ^{ab}	37.9±1.5 ^b
	榆糜 3 号	21.6±0.8 ^a	20.5±0.6 ^a	32.4±1.2 ^a	34.0±1.3 ^a	33.4±1.6 ^a	39.7±1.7 ^a	113.1±2.1 ^b	103.8±1.2 ^b	47.08±1.2 ^b	46.60±1.9 ^c	35.80±1.4 ^{bc}
F 值		9.994 [*]	6.650 [*]	7.868 [*]	9.292 [*]	0.597	1.117	10.481 [*]	19.676 ^{**}	8.457 [*]	8.254 [*]	8.263 [*]
变异系数		8.083	16.775	7.086	10.594	14.346	12.871	16.073	15.966	26.123	8.948	23.338

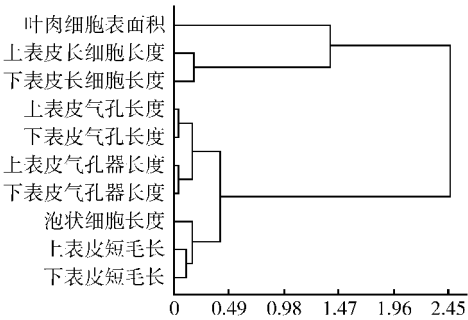


图 3 10 项叶片旱生结构指标的变量聚类分析
Fig. 3 Cluster analysis of 10 indicators of leaf drought-resistance anatomical structure

表 3 各类中指标相关指数及排序

Tab. 3 Correlative indices and order of indicators in dusters			
类别	指标	相关指数	类中排序
1	叶肉细胞表面积	0	1
2	上表皮长细胞长度	0.902 5	1
	下表皮长细胞长度	0.902 5	1
3	上表皮气孔长度	0.993 4	1
	下表皮气孔长度	0.993 4	1
	上表皮气孔器长度	0.993 4	1
	下表皮气孔器长度	0.980 1	2
	泡状细胞长度	0.980 2	1
4	上表皮短毛长	0.980 2	1
	下表皮短毛长	0.941 0	2

隶属函数分析是一个在多指标测定基础上对某一特性进行综合评价的有效分析方法,避免单一指标的片面性^[31],因此利用隶属函数法能够提高糜子

抗旱性鉴定的准确性。下表皮气孔长度采用反隶属函数公式计算其函数值。根据隶属函数法,以筛选出来的 4 项叶片旱性结构指标对 3 个糜子品种的抗旱性进行综合评价(表 4),抗旱能力从大到小依次为陇糜 8 号、内糜 5 号、榆糜 3 号。

表 4 糜子抗旱性综合评价结果

Tab. 4 Comprehensive evaluation of drought resistance in broomcorn millet						
糜子品种	叶肉细胞表面积	上表皮长细胞长度	下表皮气孔长度	泡状细胞长度	函数值	抗旱性排序
陇糜 8 号	1.000 0	1.000 0	1.000 0	1.000 0	1.000 0	1
内糜 5 号	0.471 0	0.654 6	0.416 7	0.457 1	0.499 9	2
榆糜 3 号	0	0	0	0	0	3

3 讨论

叶片的解剖结构特征是反映植物对干旱适应能力非常重要的一个方面,因此研究糜子的叶片旱性解剖结构特征具有重要的意义。赵祥等^[31]研究不同居群达乌里胡枝子,发现叶片厚度、叶紧密度、气孔密度是评价其抗旱性的典型指标;寇建村等^[32]对紫花苜蓿进行研究,发现叶片厚度、中脉厚度是其抗旱性评价的敏感指标,而气孔长度、角质层厚度最不敏感;韩永芬等^[3]认为下表皮气孔密度、下表皮气孔长度、上表皮气孔长度是评价菊苣抗旱性的灵敏指标;Thévenard 等^[33]研究表明下表皮气孔长度小的裸子植物抗旱性强;张德巧等^[34]研究蓝莓叶片解

剖结构,筛选出叶片厚度、上表皮厚度和上表皮角质层厚度是其主要的抗旱指标;史晓霞等^[35]指出,强抗旱的马蔺具有叶片厚度、上下表皮细胞厚度和角质层厚度大,气孔密度大等特征;江川等^[36]认为叶片厚度、上表皮厚度和气孔长度是5种灌木代表性的旱性结构指标。Abrams等^[37]和Chartzoulakis等^[38]研究表明,植物通过增加叶片厚度来抵御干旱危害;何士敏等^[39]和孟庆杰等^[40]指出气孔密度大、叶片组织结构紧密、上表皮细胞较小的沙棘品种和桃品种抗旱性较强;但也有研究认为,表皮细胞具有保护功能和贮水作用,上、下表皮细胞表面积越大,控制水分的能力则越强^[41]。刘照斌等^[42]研究认为气孔密度越小,抗旱能力越强,由于气孔密度与气体交换阻力成反比,气孔密度减小,则气体交换阻力增大,将减少蒸腾,同时,通过叶片散失水分途径的减少,抗旱能力增强。杨超和梁宗锁^[1]指出表皮毛和腺毛是优势蒿类适应干旱环境的叶片结构。赵述文等^[43]对大豆的研究,认为叶片上的茸毛可防止日光灼伤叶片,减少叶面水分蒸发,保持叶面空气湿度,有利于光合作用,起到保护和抗逆作用;李亚男和罗丽娟^[44]研究指出泡状细胞下陷于叶肉中,体积

较大,几乎达下表皮,形成“绞合细胞”,增大了叶片卷叠运动的幅度,这种结构是最大的旱生特性之一。本研究表明,与内糜5号和榆糜3号相比,陇糜8号具有较厚的叶片和角质层、较大的叶肉细胞表面积、表皮细胞表面积、长细胞长度和泡状细胞长度,较长的表皮短毛,气孔长度、气孔器长度以及气孔密度均较小的特征,从而增强了储水能力,降低了蒸腾,提高了光合效率,最终表现出较强的抗旱性。参试的3个糜子品种,抗旱能力由强到弱依次为:陇糜8号、内糜5号、榆糜3号,这与在糜子芽期抗旱性鉴定的研究结果^[18]相似,不同之处在于陇糜8号排在了首位,这可能是由于陇糜8号具有野生糜子的遗传背景,在生育后期才表现出野生糜子的抗逆特征。

4 结束语

通过多重筛选,从18项叶片旱生结构特征指标中选取叶肉细胞表面积、上表皮长细胞长度、下表皮气孔长度、泡状细胞长度4项抗旱性评价的典型指标。采用隶属函数法综合评价3个品种的抗旱能力,陇糜8号的抗旱能力最强,其次为内糜5号。因此,陇糜8号可以作为选育糜子抗旱品种的亲本材料。

参 考 文 献

- 1 杨超,梁宗锁. 陕北撂荒地上优势蒿类叶片解剖结构及其生态适应性[J]. 生态学报,2008,28(10):4 732~4 738.
Yang Chao,Liang Zongsuo. Foliar anatomical structures and ecological adaptabilities of dominant artemisia species of early sere of succession on arable old land after being abandoned in Loess Hilly Region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4 732~4 738. (in Chinese)
- 2 王勋陵,马骥. 从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性[J]. 生态学报,1999,19(6):787~792.
Wang Junling,Ma Ji. A study on leaf structure and the diversity of xerophytes ecology adaptation[J]. Acta Ecologica Sinica, 1999,19(6):787~792. (in Chinese)
- 3 韩永芬,卢欣石,孟军江,等. 菊苣航天诱变新品系叶片旱生结构的比较研究[J]. 中国草地学报,2011,33(1):111~116.
Han Yongfen,Lu Xinshi,Meng Junjiang,et al. Study on anatomical structures related to drought resistance of leaves of new strains of chicory mutated in space[J]. Chinese Journal of Grassland,2011,33(1):111~116. (in Chinese)
- 4 杨艳华,王才林. 不同水稻品种叶片显微结构和超微结构的比较研究[J]. 植物研究,2010,30(2):152~156.
Yang Yanhua,Wang Cailin. Comparative study on the microstructure and ultrastructure for three cultivated varieties of rice[J]. Bulletin of Botanical Research,2010,30(2):152~156. (in Chinese)
- 5 Stoyanova D, Tchakalova E, Yordanov I. Influence of different soil moisture on anatomy of maize leaves and ultrastructure of chloroplasts[J]. Bulgaria Journal Plant Physiology,2002,28(12):11~20.
- 6 Vassileva V, Simova-Stoilova L, Demirevska K, et al. Variety-specific response of wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf mitochondria to drought stress[J]. Journal of Plant Research,2009,122(4):445~454.
- 7 Sam O, Jerez E, Dell'Amico J, et al. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermes[J]. Biology Plantarum, 2000,43(2):275~277.
- 8 柴岩,万富世. 中国小杂粮产业发展报告[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2007:52~59.
- 9 张雄,王立祥. 小杂粮在黄土高原旱作农业中的地位和作用[J]. 西北农业学报,2008,17(5):333~336.
Zhang Xiong,Wang Lixiang. The status and role of minor food crops in dry farming of the Loess Plateau[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica,2008,17(5):333~336. (in Chinese)
- 10 周海燕. 毛乌素沙地主要作物糜子生理生态学特性的研究[J]. 作物学报,2001,27(6):908~914.
Zhou Haiyan. Physiological and ecological characteristics of *Panicum miliaceum* L. in the Mo Us Sandy Land[J]. Acta Agronomica Sinica,2001,27(6):908~914. (in Chinese)
- 11 张盼盼,冯佰利,王鹏科,等. 干旱条件下糜子叶片衰老与保护酶活性变化[J]. 干旱地区农业研究,2010,28(2):99~103,108.

- Zhang Panpan, Feng Baili, Wang Pengke, et al. Leaf senescence and protective enzyme system of broomcorn millet under drought condition[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2010, 28(2): 99 ~ 103, 108. (in Chinese)
- 12 闫江艳, 张永清, 冯晓敏, 等. 干旱胁迫及复水对不同黍稷品种根系生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(2): 348 ~ 354.
- Yan Jiangyan, Zhang Yongqing, Feng Xiaomin, et al. Effect of drought stress and rewatering on physiological characteristics of roots in different proso millet varieties[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(2): 348 ~ 354. (in Chinese)
- 13 Dai Huiping, Jia Genliang, Lu Chao, et al. Studies of synergism between root system and leaves senescence in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) [J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2011, 9(2): 177 ~ 180.
- 14 Dai Huiping, Zhang Panpan, Lu Chao, et al. Leaf senescence and reactive oxygen species metabolism of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) under drought condition[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(12): 1 655 ~ 1 660.
- 15 Zhang Panpan, Feng Baili, Wang Pengke, et al. Leaf senescence and activities of antioxidant enzyme in different broomcorn millet cultivars (*Panicum miliaceum* L.) under simulated drought condition[J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(2): 438 ~ 444.
- 16 王纶, 温琪汾, 曹丽萍, 等. 黍稷抗旱种质筛选及抗旱机理研究[J]. *山西农业科学*, 2007, 35(4): 31 ~ 34.
- Wang Lun, Wen Qifen, Cao Liping, et al. Drought-resistant germplasm screening and drought-resistance mechanism in proso millet [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2007, 35(4): 31 ~ 34. (in Chinese)
- 17 张盼盼. 糜子抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- Zhang Panpan. Drought resistance identification and drought resistance index selection of broomcorn millet [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2010. (in Chinese)
- 18 张盼盼, 冯佰利, 王鹏科, 等. 糜子芽期抗旱性指标鉴定与利用研究[J]. *河北农业科学*, 2010, 14(11): 22 ~ 27.
- Zhang Panpan, Feng Baili, Wang Pengke, et al. Study on identification and utilization of drought resistance indexes of broomcorn millet at germinating stage[J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2010, 14(11): 22 ~ 27. (in Chinese)
- 19 张盼盼, 冯佰利, 王鹏科, 等. PEG 胁迫下糜子苗期抗旱指标鉴定研究[J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(1): 53 ~ 59.
- Zhang Panpan, Feng Baili, Wang Pengke, et al. Study on identification of drought-resistance indexes at seedling stage in broomcorn millet under PEG stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2012, 17(1): 53 ~ 59. (in Chinese)
- 20 林凡云, 胡银岗, 宋国琦, 等. 干旱复水条件下诱导的糜子特异表达基因的分离与分析[J]. *农业生物技术学报*, 2006, 14(4): 537 ~ 541.
- Lin Fanyun, Hu Yingang, Song Guoqi, et al. Isolation and analysis of genes induced by rehydration after serious drought in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) by using SSH[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2006, 14(4): 537 ~ 541. (in Chinese)
- 21 林凡云, 胡银岗, 宋国琦, 等. 糜子抗旱及复水相关基因的 cDNA-AFLP 差异显示[J]. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(3): 94 ~ 98.
- Lin Fanyun, Hu Yingang, Song Guoqi, et al. Analysis on the responsive genes during drought and rehydration in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) by means of cDNA-AFLP[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2006, 24(3): 94 ~ 98. (in Chinese)
- 22 胡银岗, 林凡云, 王士强, 等. 糜子抗旱节水相关基因 PmMYB 的克隆及表达分析[J]. *遗传*, 2008, 30(3): 373 ~ 379.
- Hu Yingang, Lin Fanyun, Wang Shiqiang, et al. Cloning and expression analysis of drought-tolerant and water-saving related gene PmMYB in broomcorn millet[J]. *Hereditas*, 2008, 30(3): 373 ~ 379. (in Chinese)
- 23 林凡云, 王士强, 胡银岗, 等. 糜子 SAMS 基因的克隆及其在干旱复水中的表达模式分析[J]. *作物学报*, 2008, 34(5): 777 ~ 782.
- Lin Fanyun, Wang Shiqiang, Hu Yingang, et al. Cloning of a S-adenosylmethionine synthetase gene from broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) and its expression during drought and re-watering[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(5): 777 ~ 782. (in Chinese)
- 24 慕芳, 冯佰利, 王鹏科, 等. 糜子叶表面抗旱结构的扫描电镜观察[J]. *河北农业科学*, 2010, 14(11): 65 ~ 67.
- Mu Fang, Feng Baili, Wang Pengke, et al. SEM observation on drought-resistant structure on leaves surface of broomcorn millet [J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2010, 14(11): 65 ~ 67. (in Chinese)
- 25 慕芳, 冯佰利, 高小丽, 等. 糜子不同生育时期不同叶位叶片超微结构研究[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(1): 1 ~ 8.
- Mu Fang, Feng Baili, Gao Xiaoli, et al. Ultrastructure changes of different leaf during different growth stages in *Panicum miliaceum* L. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(1): 1 ~ 8. (in Chinese)
- 26 高小丽, 高金锋, 冯佰利, 等. 不同绿豆品种的叶片解剖结构[J]. *作物学报*, 2012, 38(1): 181 ~ 185.
- Gao Xiaoli, Gao Jinfeng, Feng Baili, et al. Anatomical structure of leaf in different mung bean varieties[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(1): 181 ~ 185. (in Chinese)
- 27 黄承芬. 生物显微制片技术[M]. 北京: 北京科技出版社, 1990: 98.
- 28 白春礼. 扫描隧道显微术及其应用[M]. 上海: 上海科技出版社, 1992: 36 ~ 42.
- 29 刘家琼. 我国荒漠不同生态类型植物的旱生结构[J]. *植物生态学报*, 1982, 6(4): 314 ~ 319.
- Liu Jiaqiong. The xeromorphic structure of different typical plants in deserts of China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1982,

- 6(4):314~319. (in Chinese)
- 30 邵邻相,张均平,刘艳. 8种柏科植物叶表皮的扫描电镜观察[J]. 浙江师范大学学报:自然科学版,2008,31(2):195~200.
- Shao Lingxiang,Zhang Junping,Liu Yan. Observation of leaves of eight Cupressaceae species by SEM[J]. Journal of Zhejiang Normal University:Natural Sciences, 2008,31(2):195~200. (in Chinese)
- 31 赵祥,董宽虎,张垚,等. 不同居群达乌里胡枝子叶片解剖结构研究[J]. 草地学报,2009,17(4):445~451.
- Zhao Xiang,Dong Kuanhu,Zhang Yao,et al. Study on lamina anatomical structure of *Lespedeza daurica* (Laxm.)Schindl. from different populations[J]. Acta Agrestia Sinica,2009,17(4):445~451. (in Chinese)
- 32 寇建村,杨文权,贾志宽,等. 不同紫花苜蓿品种叶片旱生结构的比较[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2006,36(8):67~72.
- Kou Jiancun,Yang Wenquan,Jia Zhikuan,et al. Study on leaves anatomical structures relative to drought resistance of *Medicago sativa* varieties[J]. Journal of Northwest A&F University:Natural Science Edition,2006,36(8):67~72. (in Chinese)
- 33 Thévenard F, Gomez B, Daviero-Gomez V. Xeromorphic adaptations of some Mesozoic gymnosperms. A review with palaeoclimatological implications [J]. Comptes Rendus Palevol, 2005,4(1~2):67~77.
- 34 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 Deqiao,Xu Zenglai,Chu Xiaofang,et al. Study on leaf anatomical structure indexes related to drought resistance of blueberry[J]. Journal of Fruit Science,2008,25(6):864~867. (in Chinese)
- 35 史晓霞,张国芳,孟林,等. 马蔺叶片解剖结构特征与其抗旱性关系研究[J]. 植物研究,2008,28(5):584~588.
- Shi Xiaoxia,Zhang Guofang,Meng Lin,et al. Relationship between the leaf tissue characteristic and drought resistance of *Iris lactea* Pall. var. *chinensis*(Fisch.) [J]. Bulletin of Botanical Research,2008,28(5):584~588. (in Chinese)
- 36 江川,罗大庆,王光辉. 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 Chuan,Luo Daqing,Wang Guanghui. Drought-resistant characteristics of leaf structures of five shrubs in semi-arid region of tibet[J]. Journal of Northwest Forestry University,2011,26(4):13~17. (in Chinese)
- 37 Abrams M D, Kubiske M E, Mostoller S A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species[J]. Ecology, 1994, 75(1):123~133.
- 38 Chartzoulakis K,Patakas A,Bosabalidis A M. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars[J]. Environmental and Experimental Botany, 1999,42(2):113~120.
- 39 何士敏,汪建华,秦家顺. 几种沙棘叶片组织结构特点和抗旱性比较[J]. 林业科技开发,2009,23(1):16~19.
- He Shimin,Wang Jianhua,Qin Jiashun. Comparison of tissue structure characteristics and drought-resistant properties in some *Hippophae* species leaves[J]. Forestry Science and Technology,2009,23(1):16~19. (in Chinese)
- 40 孟庆杰,王光全,董绍锋,等. 桃叶片组织解剖结构特征与其抗旱性关系的研究[J]. 干旱地区农业研究,2004,22(3):123~126.
- Meng Qingjie,Wang Guangquan,Dong Shaofeng,et al. Studies on leaf tissue parameter and its relations to drought resistance of peaches[J]. Agriculture Study in Arid Area,2004,22(3):123~126. (in Chinese)
- 41 肖军,袁林. 四种阔叶树叶片解剖结构特征及其耐旱性比较研究[J]. 泰山学院学报,2010,32(6):117~120.
- Xiao Jun,Yuan Lin. Comparison on leaf anatomical structures and drought resistance of four broad-leaved plant species[J]. Journal of Taishan University,2010,32(6):117~120. (in Chinese)
- 42 刘照斌,宁俊,吕建洲. S3307处理对草地早熟禾叶片气孔密度和开度的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2009,40(4):488~490.
- Liu Zhaobin,Ning Jun,Lü Jianzhou. Change of stomatal density and opening degree of *Poa pratensis* L. treatment with S3307[J]. Journal of Shenyang Agricultural University,2009,40(4):488~490. (in Chinese)
- 43 赵述文,邹淑华,孙晓陆. 大豆不同抗旱性品种叶片电镜观察[J]. 吉林农业科学,1991(1):89~92.
- Zhao Shuwen,Zou Shuhua,Sun Xiaolu. Leaf surface structure of different soybean cultivars by scanning electron microscope[J]. Agricultural Science in Jilin,1991(1):89~92. (in Chinese)
- 44 李亚男,罗丽娟. 不同居群狗牙根的叶片解剖结构比较研究[J]. 草业学报,2010,19(4):149~158.
- Li Ya'nan,Luo Lijuan. A comparative study on the anatomical structure of leaves from different populations of bermudagrass[J]. Acta Prataculturae Sinica,2010,19(4):149~158. (in Chinese)