

## 三种苹果砧木应对干旱胁迫的超微及解剖结构响应特性

王延秀\*, 贾旭梅, 石晓昀, 朱燕芳, 胡亚, 郭爱霞

甘肃农业大学园艺学院, 兰州730070

**摘要:** 采用盆栽控水法模拟干旱胁迫, 以垂丝海棠(*Malus halliana*)、新疆野苹果(*M. sieversii*)、山定子(*M. baccata*) 3种苹果砧木为试验材料, 测定了叶片相对含水量(RWC)、水分利用效率(WUE)、光合参数, 观察了叶绿体超微结构及根、茎、叶解剖结构, 并采用相关性分析及主成分分析对砧木抗旱能力进行了综合评价。结果表明, 与对照相比, 干旱胁迫下, 3种苹果砧木的RWC、净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )均下降, 而WUE增加; 3种砧木的叶绿体超微结构及解剖结构均受到不同程度的干旱伤害, 但垂丝海棠的损伤最小, 较好地保持细胞结构的完整性; 植株的抗旱性与 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度均呈显著正相关, 与 $C_i$ 呈显著负相关; 主成分分析提取的2个主成分反映了原变量100%的信息。综合评价3种苹果砧木的抗旱能力依次为: 垂丝海棠>新疆野苹果>山定子; 同时, RWC、 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度、 $C_i$ 可作为评价抗旱性的有效指标。

**关键词:** 干旱胁迫; 苹果砧木; 叶片; 超微结构; 解剖结构

苹果(*Malus domestica*)是世界性果品, 也是我国重点果产区的支柱性产业(陈学森等2010)。西北黄土高原产区是我国苹果的最优生态区, 但干旱是限制该区域苹果产量与品质的主要环境因子。砧木影响着苹果抗逆性、产量和品质, 选用抗旱性强的砧木进行生物节水是旱区苹果优质高产的主要途径之一, 研究砧木资源响应干旱胁迫的机制对苹果产业的发展具有重要意义。

果树生产中通常应用耐旱性强的砧木来提高嫁接品种的抗旱性, 而叶片是植物感受干旱胁迫最敏感的器官, 它的形态结构及生理变化可反映植株适应和抵御干旱的能力(邵惠芳等2016)。陈健辉等(2011)对干旱胁迫下的3个大麦品种研究表明叶绿体外形的变化、基粒类囊体膜结构的完整性与其抗旱性有关。随着胁迫的加剧, 玉米幼苗叶绿体由椭圆形逐渐变成圆形, 叶绿体分布上趋向于向细胞中央移动(Zhang等2015)。叶片解剖结构的变化是植物对干旱环境产生的适应性反应(Wu等2015; Liu等2016)。王顺才等(2014)研究发现干旱胁迫下苹果属植物叶片变薄, 栅栏组织短缩, 海绵组织厚度排列疏松。作物适应干旱的能力还体现在向叶片持续输送水分的能力即茎木质部解剖结构和水力特性的适应性, 其解剖结构可对干旱胁迫做出不同程度的响应(徐茜和陈亚宁2012)。Hargrave等(1994)发现, 导管直径大小会影响木质部栓塞发生的程度。此外, 根系是植物吸

水的直接器官, 能最先感受胁迫并做出相应的调节(Colmer 2003)。Blokhina等(2003)认为根系木质部越发达, 输导组织运输水分的能力则越强; 且根系韧皮部的薄壁组织细胞壁木质化可以保证水分输导的安全性。植物的叶片、茎、根系均能响应干旱胁迫, 而不同物种、同一物种不同品种应对干旱的表现不同。但前人的研究尤其对多年生果树的研究多集中在干旱条件下叶片结构的响应特性。目前对干旱胁迫下不同植物根、茎、叶响应干旱胁迫的解剖结构特性研究较少。

新疆野苹果(*M. sieversii*)和山定子(*M. baccata*)是苹果生产上常用的具有较强抗性的砧木, 垂丝海棠(*M. halliana*)是原产于甘肃河西走廊干旱、盐碱生境的苹果砧木资源, 但其作为砧木的抗旱性研究未见报道。本试验以这3种苹果砧木为研究材料, 通过盆栽控水的方法, 研究干旱胁迫下3种苹果砧木叶片相对含水量(relative water content, RWC)、水分利用效率(water use efficiency, WUE)、光合参数、叶绿体超微结构以及叶片、茎段及根部显微结构的变化, 采用相关性和主成分分析综合评价3种苹果砧木的抗旱性强弱, 旨在筛选出抗旱性强的品种, 为优良抗旱砧木资源的开发利用提供理论依据。

收稿 2017-09-13 修定 2018-03-19

资助 甘肃省自然科学基金项目(145RJZA167)和兰州市科技项目(2015-3-76)。

\* 通讯作者(wangxy@gsau.edu.cn)。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料及处理

试验于2016年4月10日在甘肃农业大学园艺学院避雨棚进行。选取生长一致的垂丝海棠(*Malus halliana* Koehne)、新疆野苹果[*Malus sieversii* (Ledeb.) Roem.]、山定子[*Malus baccata* (Linn.) Borkh.]一年生实生幼苗各60株移入盛装基质(蛭石、珍珠岩和泥炭体积比为1:1:3)重量为0.65 kg的花盆(内径15 cm, 深18 cm)中, 每盆一株, 统一管理。15 d后, 进行盆栽控水胁迫, 试验设置正常供水(对照)和干旱胁迫(处理)两组, 每组30盆幼苗。采用持续称重法控制土壤含水量, 每3 d傍晚称重并补充水分至田间持水量的75%~85% (正常供水)和45%~50% (干旱胁迫)。2016年5月25日(即胁迫30 d)测定指标。

### 1.2 叶片RWC测定

取植株自顶向下数第3~5片完全展开的叶, 参照李合生(2000)书中的方法, 测定叶片RWC。

### 1.3 光合指标测定

选取位于第5~6节位(从顶部向下数)功能叶, 利用Li-6400光合仪(LI-COR公司, 美国)于晴天上午9:00~11:00测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )及胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ ), 每个处理重复5次。按公式计算:  $WUE = P_n/T_r$ 。

### 1.4 透射电镜样品的制备

选取新梢顶端完全展开的第4片叶, 用去离子水冲洗干净后, 将叶片剪成1 mm×1 mm的方块, 立即投入戊二醛中固定, 再用锇酸固定, 乙醇梯度脱水, 后经纯丙酮脱水后进行渗透与包埋。用Leica EM UC6 Miultracut超薄切片机(Leica Microsystems GmbH, Wetzlar, Germany)切出超薄切片, 用醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色, 再用Tecnai G2 (TF20)型透射电镜(美国)进行观察并拍照, 每个处理观察10个视野。

### 1.5 根、茎、叶解剖结构参数测定

参考常规石蜡切片法(李正理1987), 选取顶端往下第2~3节位成熟叶, 用双面刀片沿叶片主脉中部横切成0.5 cm×0.5 cm的小块; 茎在距地面2 cm的主干上取长约5 mm切段; 根系先用清水冲洗干净, 在主根区切取长约5 mm的切段。放入福尔马林-醋酸-酒精(FAA)固定液中固定、抽气, 切片厚度为

8~10  $\mu\text{m}$ , 番红-固绿双重染色, 中性树胶封片。采用Olympus万能显微镜观察解剖结构, 并拍照。用显微测微尺测定根、茎、叶指标参数, 每个结构参数均为20个观察视野测定的平均值。

叶片组织结构紧密度(CTR)=(栅栏组织厚度/叶片总厚度)×100%; 叶片组织结构疏松度(SR)=(海绵组织厚度/叶片总厚度)×100%。导管密度=次生木质部导管总数/次生木质部横截面积; 导管内径=(导管最长内径+导管最短内径)/2。

### 1.6 数据处理

用Image J软件(<http://s-bweb.nih.gov/ij/>)对解剖结构进行测量, 采用SPSS 22.0软件进行单因素Duncan检验方差分析、相关性分析及主成分分析, 使用Excel 2007软件制图。

## 2 实验结果

### 2.1 干旱胁迫对3种苹果砧木生理及光合参数的影响

干旱胁迫下叶片RWC变化程度可反映植物的耐旱性。从表1可以看出, 正常供水条件下, 3种苹果砧木的RWC、 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 无显著差异, WUE和 $C_i$ 存在显著差异。干旱胁迫后, 3种苹果砧木的RWC、 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 均下降。与对照相比, 垂丝海棠、新疆野苹果、山定子的RWC分别下降了19.80%、26.77%和16.66%, 垂丝海棠的RWC显著高于其他两种砧木( $P < 0.05$ ); 垂丝海棠的 $P_n$ 、 $T_r$ 与 $G_s$ 也最高; 3种砧木的WUE均升高, 山定子最高, 增加了13.69%; 垂丝海棠和新疆野苹果叶片的 $C_i$ 随干旱持续而下降, 而山定子的 $C_i$ 上升。

### 2.2 干旱胁迫对3种苹果砧木叶绿体超微结构的影响

从图1可以看出, 与对照相比, 干旱胁迫下3种苹果砧木叶绿体超微结构差异明显(图1-D~F): 垂丝海棠的叶绿体轻微膨胀, 淀粉粒变小, 嗜锇颗粒数目少且体积小, 基粒和基质类囊体膜结构清晰(图1-D); 新疆野苹果的叶绿体膨胀为近圆形, 淀粉粒明显变小, 数量减少, 嗜锇颗粒数目增多, 叶绿体膜边缘模糊, 基质片层逐渐松散(图1-E); 山定子的叶绿体膨胀变形成近圆形, 相互聚集且排列混乱, 淀粉粒消失, 有大量嗜锇颗粒出现, 基质片层断裂, 囊泡化严重, 形成弯曲状, 叶绿体膜解体, 失去完整结构, 叶肉细胞出现明显的质壁分离(图1-F)。

表1 干旱胁迫对3种苹果砧木生理指标的影响

Table 1 Effects of drought stress on physiological indexes of three apple rootstocks

苹果砧木	RWC/%		WUE/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$		$P_n/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	
	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫
垂丝海棠	89.76±1.21 <sup>aa</sup>	80.25±1.05 <sup>ab</sup>	3.14±0.28 <sup>aa</sup>	3.25±0.21 <sup>aa</sup>	3.99±0.19 <sup>aa</sup>	3.02±0.22 <sup>ab</sup>
新疆野苹果	88.21±0.54 <sup>aa</sup>	77.81±1.03 <sup>bb</sup>	2.06±0.18 <sup>bb</sup>	2.73±0.20 <sup>ba</sup>	3.71±0.25 <sup>aa</sup>	2.18±0.17 <sup>bb</sup>
山定子	88.47±1.35 <sup>aa</sup>	76.37±1.31 <sup>bb</sup>	3.21±0.15 <sup>aa</sup>	3.39±0.24 <sup>aa</sup>	3.67±0.21 <sup>aa</sup>	2.34±0.27 <sup>bb</sup>
苹果砧木	$C_i/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$		$T_r/\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$		$G_s/\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	
	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫
垂丝海棠	380±16.34 <sup>aa</sup>	349±22.67 <sup>bb</sup>	1.27±0.09 <sup>aa</sup>	0.93±0.07 <sup>ab</sup>	0.12±0.001 <sup>aa</sup>	0.10±0.001 <sup>aa</sup>
新疆野苹果	316±19.23 <sup>bb</sup>	358±25.89 <sup>aba</sup>	1.21±0.12 <sup>aa</sup>	0.80±0.11 <sup>bb</sup>	0.11±0.001 <sup>aa</sup>	0.09±0.001 <sup>aa</sup>
山定子	331±18.51 <sup>bb</sup>	385±23.12 <sup>aa</sup>	1.14±0.06 <sup>aa</sup>	0.69±0.13 <sup>cb</sup>	0.12±0.002 <sup>aa</sup>	0.07±0.001 <sup>bb</sup>

正体和斜体字母分别表示同一处理不同种和同一种不同处理间的差异显著( $P<0.05$ ); 表2~4、图4同此。

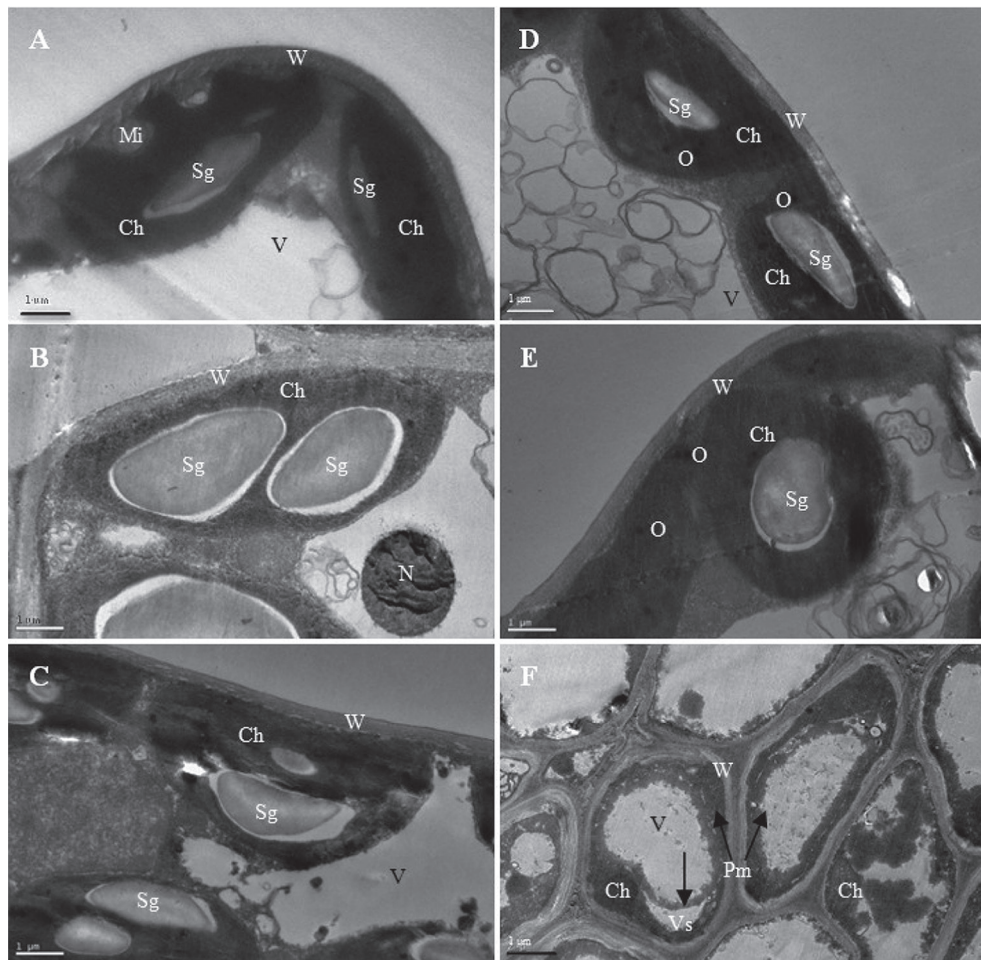


图1 干旱胁迫对3种苹果砧木叶片叶绿体超微结构的影响

Fig.1 Effects of drought stress on chloroplast ultrastructure in leaves of three apple rootstocks

A、B、C分别为垂丝海棠、新疆野苹果、山定子正常供水条件下的叶片亚显微结构; D、E、F分别为垂丝海棠、新疆野苹果、山定子干旱胁迫后叶片亚显微结构。Ch: 叶绿体; Mi: 线粒体; N: 细胞核; O: 嗜银颗粒; Pm: 质膜; Sg: 淀粉粒; V: 液泡; Vs: 基质片层囊泡化; W: 细胞壁。标尺=1  $\mu\text{m}$ 。

## 2.3 干旱胁迫对3种苹果砧木叶片解剖结构的影响

### 2.3.1 叶表皮特征

从表2可知, 正常供水条件下, 3种苹果砧木的叶片厚度存在显著差异, 上下表皮厚度无显著差异, 但上表皮厚度均大于下表皮厚度。干旱胁迫下3种苹果砧木的叶片厚度、上下表皮厚度均显著减小 ( $P<0.05$ )。其中, 垂丝海棠、新疆野苹果、山定子

的叶片厚度分别比对照减少了23.3%、25.2%和39.9%, 且垂丝海棠叶片厚度显著大于其他两个种的 ( $P<0.05$ ); 3个砧木中, 新疆野苹果的上表皮厚度最厚, 垂丝海棠次之; 而垂丝海棠的下表皮厚度显著高于新疆野苹果与山定子的 ( $P<0.05$ )。

### 2.3.2 叶肉特征

从图2可知, 正常供水条件下, 3种苹果砧木的

表2 干旱胁迫对3种苹果砧木叶表皮厚度的影响

Table 2 Effects of drought stress on leaf epidermis thickness of three apple rootstock

苹果砧木	叶片厚度/ $\mu\text{m}$		上表皮厚度/ $\mu\text{m}$		下表皮厚度/ $\mu\text{m}$	
	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫
垂丝海棠	167.13 $\pm$ 5.67 <sup>aa</sup>	128.18 $\pm$ 2.87 <sup>ab</sup>	21.07 $\pm$ 2.39 <sup>aa</sup>	17.23 $\pm$ 1.93 <sup>bb</sup>	11.87 $\pm$ 1.58 <sup>aa</sup>	11.56 $\pm$ 1.12 <sup>aa</sup>
新疆野苹果	141.15 $\pm$ 3.43 <sup>ba</sup>	97.52 $\pm$ 1.54 <sup>bb</sup>	22.53 $\pm$ 4.05 <sup>aa</sup>	19.52 $\pm$ 0.59 <sup>ab</sup>	11.45 $\pm$ 1.12 <sup>aa</sup>	7.78 $\pm$ 1.58 <sup>bb</sup>
山定子	101.62 $\pm$ 2.20 <sup>ca</sup>	76.02 $\pm$ 4.54 <sup>cb</sup>	18.72 $\pm$ 2.87 <sup>ba</sup>	14.49 $\pm$ 3.00 <sup>cb</sup>	11.73 $\pm$ 1.38 <sup>aa</sup>	7.67 $\pm$ 0.73 <sup>bb</sup>

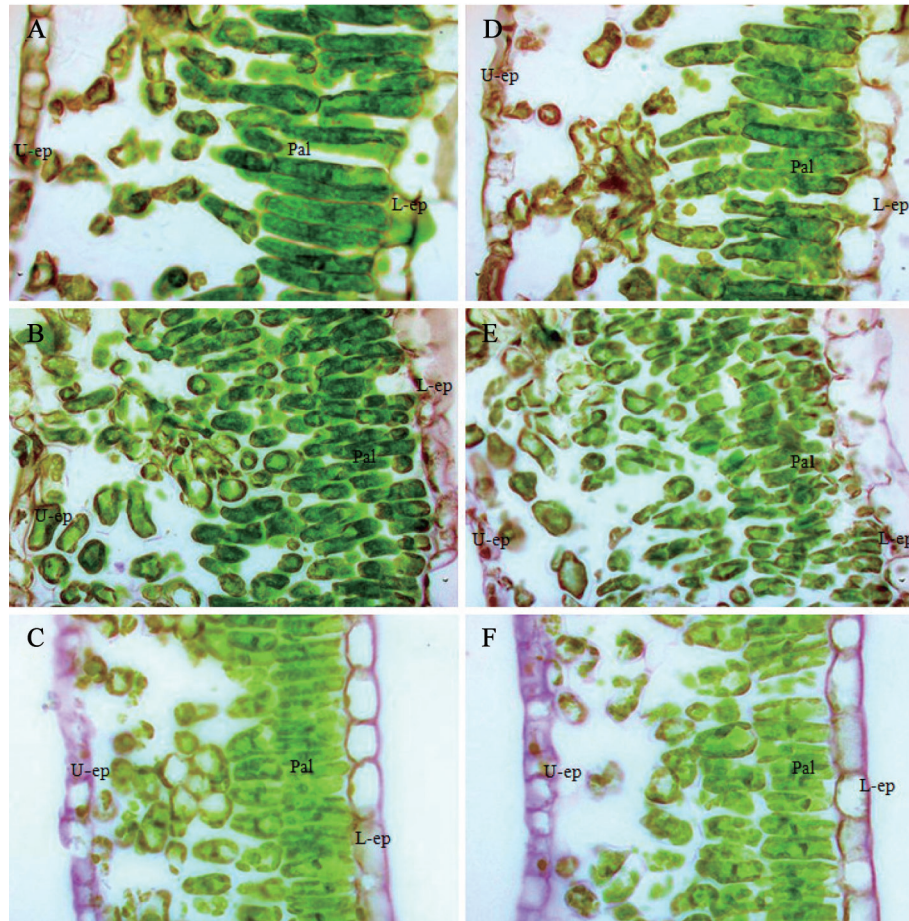


图2 干旱胁迫对3种苹果砧木叶片显微结构的影响

Fig.2 Effects of drought stress on leaf microscopic characteristics of three apple rootstocks

A、B、C分别为垂丝海棠、新疆野苹果、山定子在正常供水条件下的叶片显微结构; D、E、F分别为垂丝海棠、新疆野苹果、山定子干旱胁迫后叶片显微结构。U-ep: 上表皮; L-ep: 下表皮; Pal: 栅栏组织。

叶片栅栏组织细胞较发达,排列较紧密,细胞间隙小(图2-A~C)。垂丝海棠的叶片栅栏组织为长柱状,双层结构(图2-A);新疆野苹果的叶片栅栏组织短粗密集,单层结构(图2-B);山定子的叶片栅栏组织排列紧密,单双层结构(图2-C)。干旱胁迫后,苹果砧木叶片的栅栏组织细胞短缩,排列疏松不整齐;海绵组织细胞排列零散,细胞间隙较大(图2-D~F)。

从表3可知,正常供水条件下,3种苹果砧木的栅栏组织厚度、海绵组织厚度存在差异。干旱胁迫下,3个苹果砧木的栅栏组织厚度、海绵组织厚度、CTR、SR均减小。其中,垂丝海棠、新疆野苹果、山定子的叶片栅栏组织厚度分别下降了8.21%、28.63%和29.09%,垂丝海棠叶片的栅栏组织厚度、海绵组织厚度显著高于其他两种砧木的( $P < 0.05$ );3种砧木的CTR分别降低了4.92%、28.64%和5.21%,且山定子的CTR显著高于垂丝海棠与新疆野苹果( $P < 0.05$ );而新疆野苹果的SR显著高于垂丝海棠、山定子( $P < 0.05$ )。

#### 2.4 干旱胁迫对3种苹果砧木茎解剖结构的影响

苹果砧木幼苗茎的解剖结构由周皮、次生皮层、次生维管束、髓四部分组成(图3)。正常供水条件下,周皮由木栓形成层、木栓层和栓内层组成,皮层由6~7层大小不同的厚壁组织与薄壁组织组成(图3-A1~C1);木质部导管呈直线排列,数量较多(图3-A1~C1, A2~C2)。干旱胁迫后,3种苹果砧木茎的形成层破坏,维管束中木质部导管数量显著减少,新疆野苹果和山定子的髓明显变小(图3-A2~C2, D2~F2);垂丝海棠和新疆野苹果的周皮细胞变小变薄,皮层的厚壁组织变厚,薄壁组织变薄(图3-A1、B1、D1、E1),而山定子的周皮细胞变厚,皮层的厚壁组织变薄(图3-C1、F1)。

导管密度和导管内径的变化影响着木质部单位面积的输水量。由图3及图4-A可见,正常供水

条件下,3种苹果砧木的木质部导管密度存在显著差异;干旱胁迫后3种砧木的木质部导管密度均下降,垂丝海棠下降1.13%,显著小于其他两种砧木的下降幅度( $P < 0.05$ )。由图3及图4-B可知,干旱胁迫下3种砧木的木质部导管内径均增大,且垂丝海棠和山定子的导管内径显著高于对照( $P < 0.05$ ),分别比对照增加了14.89%和35.71%,而新疆野苹果增幅仅为2.23%,与对照无显著差异( $P > 0.05$ )。

#### 2.5 干旱胁迫对3种苹果砧木根系解剖结构的影响

苹果幼根由表皮、皮层、维管束三部分组成;根成熟后,表皮、皮层被挤压破坏,表皮细胞死亡,维管组织周围形成了一个保护层,即周皮,由木栓层和木栓形成层组成(图5-A1~F1)。由图5可见,正常供水条件下,周皮细胞呈长方形紧密排列,细胞间无间隙;周皮细胞以内是次生维管组织,包括次生韧皮部和次生木质部,以放射状的形式排列在初生木质部的周围;形成层由薄壁细胞组成,在次生韧皮部和次生木质部之间,呈清晰可见的环状(图5-A1~F1)。干旱胁迫后,3种苹果砧木的根维管组织均受到不同程度的影响,维管束变小(表4,图5-A~F)。其中,垂丝海棠维管组织排列最紧密,具有较为明显的组织形态(图5-D),而新疆野苹果和山定子的维管组织较疏松,山定子的形成部分空腔,木质化严重(图5-F);周皮和形成层变厚(图5-A1~F1);单位面积内导管密度减少(图5-A2~F2)。

由表4可以看出,正常供水条件下,3种苹果砧木的各项根系解剖结构指标存在差异。干旱胁迫后,3种砧木的木质部厚度、韧皮部厚度及木质部厚度/根直径均增加,根直径下降;山定子根系的木质化程度最显著。垂丝海棠、新疆野苹果、山定子的根系木质部厚度/根直径分别比对照增加了6.25%、72.69%和100.59%;垂丝海棠和新疆野苹果的根韧皮部厚度分别比对照增加了26.96%和9.6%,而山定子比对照降低了39.94%,垂丝海棠根韧皮部

表3 干旱胁迫对3种苹果砧木叶肉厚度的影响

Table 3 Effects of drought stress on mesophyll thickness of three apple rootstocks

苹果砧木	栅栏组织厚度/ $\mu\text{m}$		海绵组织厚度/ $\mu\text{m}$		CTR/%		SR/%	
	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫
垂丝海棠	81.56 $\pm$ 3.29 <sup>aa</sup>	74.86 $\pm$ 3.45 <sup>ab</sup>	60.15 $\pm$ 3.07 <sup>ba</sup>	59.31 $\pm$ 1.74 <sup>aa</sup>	48.80 $\pm$ 1.21 <sup>ba</sup>	46.40 $\pm$ 1.08 <sup>ba</sup>	41.25 $\pm$ 3.01 <sup>ba</sup>	34.59 $\pm$ 2.68 <sup>bb</sup>
新疆野苹果	64.85 $\pm$ 1.46 <sup>ba</sup>	46.28 $\pm$ 2.54 <sup>bb</sup>	62.53 $\pm$ 4.05 <sup>ba</sup>	45.76 $\pm$ 1.64 <sup>bb</sup>	45.94 $\pm$ 0.42 <sup>ba</sup>	32.78 $\pm$ 2.56 <sup>cb</sup>	54.29 $\pm$ 0.86 <sup>aa</sup>	40.76 $\pm$ 1.05 <sup>ab</sup>
山定子	60.81 $\pm$ 3.27 <sup>ba</sup>	43.12 $\pm$ 3.72 <sup>bb</sup>	68.91 $\pm$ 4.08 <sup>aa</sup>	47.49 $\pm$ 3.00 <sup>bb</sup>	59.84 $\pm$ 0.72 <sup>aa</sup>	56.72 $\pm$ 1.63 <sup>ab</sup>	41.79 $\pm$ 1.98 <sup>ba</sup>	36.21 $\pm$ 1.39 <sup>bb</sup>

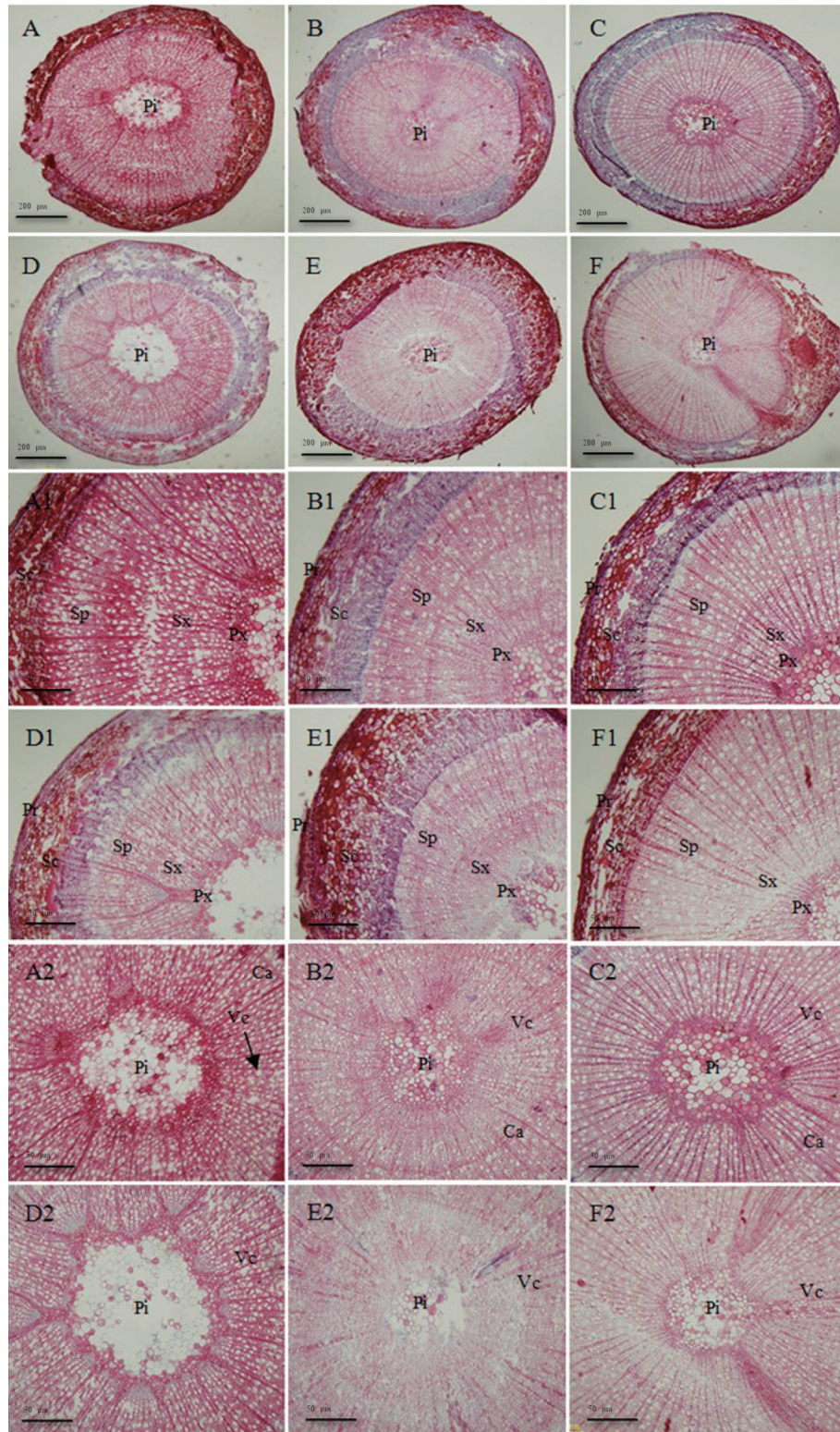


图3 干旱胁迫对3种苹果砧木茎显微结构的影响

Fig.3 Effects of drought stress on stem microstructures of three apple rootstocks

A、A1、A2、D、D1、D2: 垂丝海棠; B、B1、B2、E、E1、E2: 新疆野苹果; C、C1、C2、F、F1、F2: 山定子。A、A1、A2、B、B1、B2、C、C1、C2: 正常供水条件(对照); D、D1、D2、E、E1、E2、F、F1、F2: 干旱胁迫。A~F: 茎的横截面(4×, 标尺=200 μm); A1~F1: 茎1/4的横截面(10×, 标尺=50 μm); A2~F2: 茎的中间部位(10×, 标尺=50 μm)。Ca: 形成层; Pi: 髓; Pr: 周皮; Px: 初生木质部; Sc: 次生皮层; Sp: 次生韧皮部; Sx: 次生木质部; Vc: 导管。

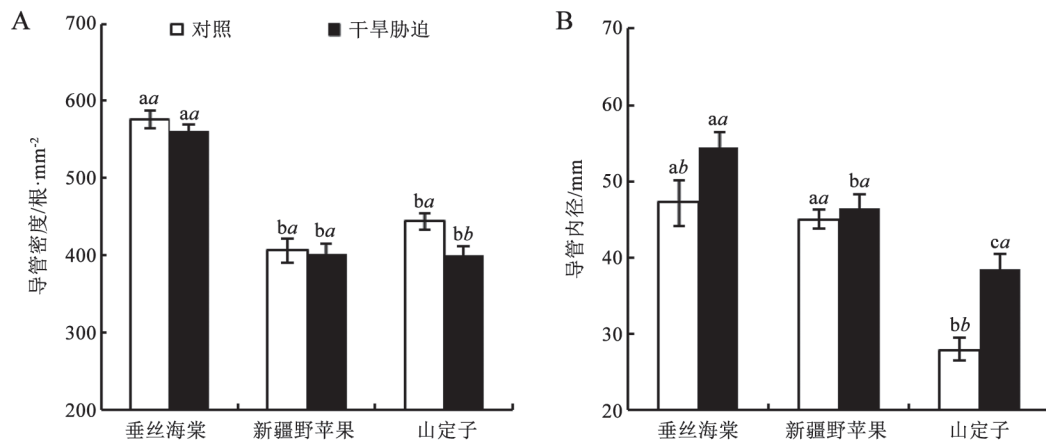


图4 干旱胁迫对3种苹果砧木茎木质部导管密度(A)和导管内径(B)的影响

Fig.4 Effects of drought stress on xylem vessel density (A) and inner diameter (B) of stems in three apple rootstocks

厚度显著高于新疆野苹果与山定子的( $P < 0.05$ ); 垂丝海棠、新疆野苹果、山定子的根直径分别比对照降低了3.10%、23.89%和26.51%, 且垂丝海棠的根直径显著高于新疆野苹果与山定子的( $P < 0.05$ )。

## 2.6 三种苹果砧木的抗旱性评价

### 2.6.1 相关性分析

为了鉴定3种砧木的耐旱性, 将干旱胁迫后的各指标进行相关性分析, 得到相关系数矩阵。从中可以看出, 植株的RWC与下表皮厚度、根直径呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 与 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、叶片厚度、韧皮部厚度呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 与 $C_i$ 呈显著负相关( $P < 0.05$ ) (表5)。

### 2.6.2 主成分分析

采用主成分分析对3种苹果砧木在干旱胁迫下的14个抗旱指标进行综合分析, 提取特征值 $> 1$ 的2个主成分, 其特征值分别为10.527、3.473, 累计方差贡献率达到100%, 符合分析要求。表6显示, 第一主成分(PC1)综合了RWC、 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度等指标的信息, 第二主成分(PC2)综合了WUE、上表皮厚度、木质部厚度指标信息。

综合得分(F)是每个主成分得分与对应贡献率乘积之和, 即 $F = F_1 \times 75.194\% + F_2 \times 24.806\%$ 。由表7可知, 垂丝海棠、新疆野苹果、山定子3个苹果砧木的综合得分分别为0.82、0.12、-0.85, 即抗旱能力顺序依次为: 垂丝海棠 $>$ 新疆野苹果 $>$ 山定子。

## 3 讨论

### 3.1 苹果砧木对干旱胁迫的生理及光合响应

水分是植物生长和进行新陈代谢的重要成分, 干旱条件下, 植株的叶片RWC越高, 细胞膜受到的伤害程度越小, 抗旱性越强(Liu等2012; 秦茜等2017)。本试验中, 胁迫处理后, 垂丝海棠有较高的RWC, 表明3种砧木中垂丝海棠的抗旱性最强, 这与主成分分析评价的结果一致。干旱条件下, 3种砧木的WUE均增加, 这表明植物通过提高WUE来抵抗胁迫。WUE值越大的植物, 其经济用水能力越高, 抵御干旱的能力越强(韩永芬等2013), 而本研究中山定子的WUE最高, 但主成分综合分析表明, 3种砧木中山定子的抗旱性最弱, 这可能是由于干旱胁迫下山定子能够更高效地利用水分, 也说明抗旱性不能凭单个指标判断, 而应对多个指标进行综合评价。李思等(2015)研究发现, 随着干旱胁迫程度的增加, 叶片 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$ 、 $G_s$ 等在内的光合性能指标表现出逐渐下降趋势, 这与本试验结果一致。此外, 干旱胁迫下植物叶片光合速率的降低程度与其抗旱能力有关(裴斌等2013)。干旱条件下, 垂丝海棠较其他两个种有较高的净光合速率, 且降幅最小, 这表明干旱胁迫对垂丝海棠的影响较小, 垂丝海棠有较强的抗旱性。徐颖等(2016)也认为抗旱性越强的品种叶片越耐失水, 光合能力越高。

### 3.2 苹果砧木叶绿体超微结构及解剖结构对干旱胁迫的响应

叶绿体是叶绿素存在的场所, 水分亏缺会使

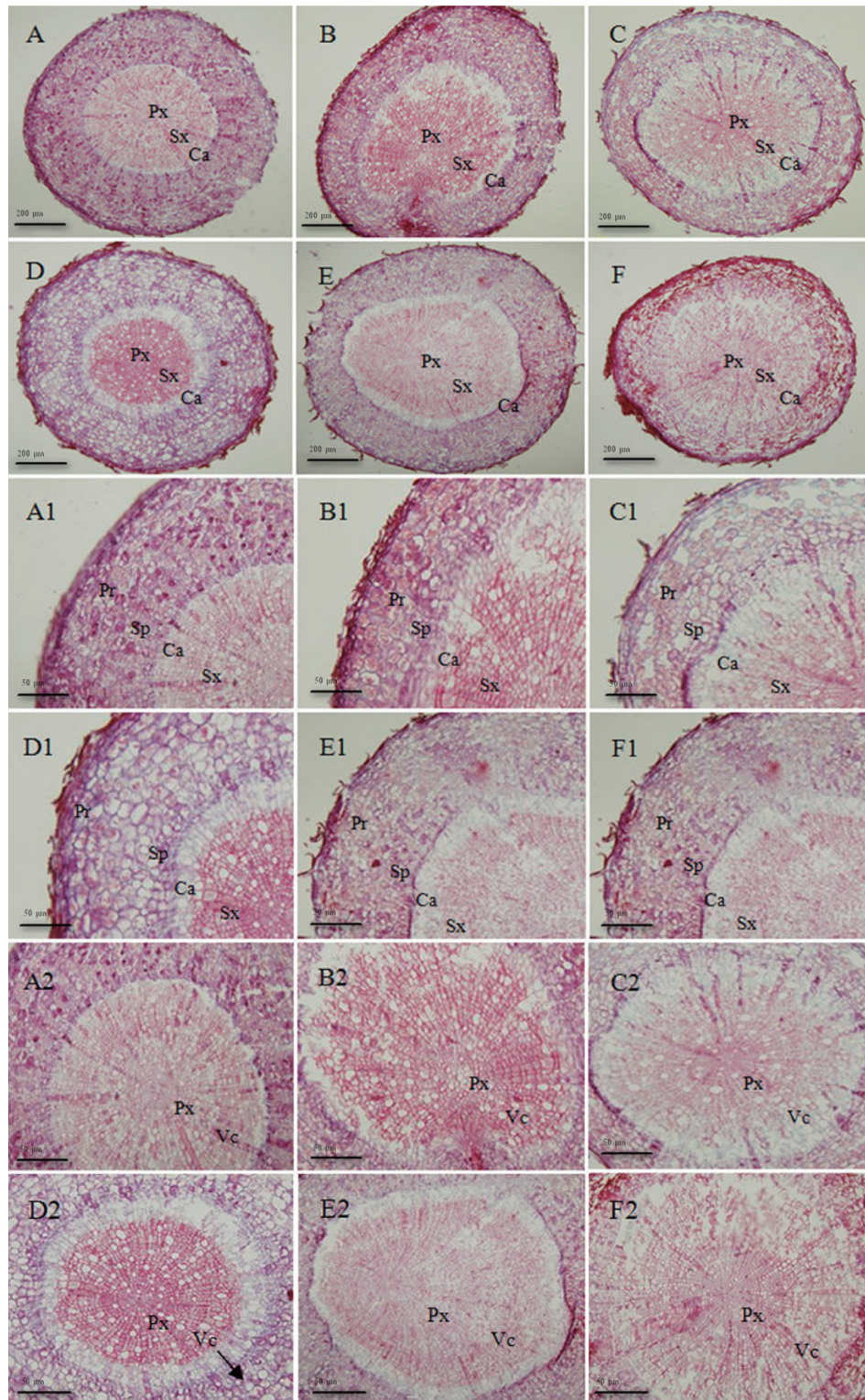


图5 干旱胁迫对3种苹果砧木根显微结构的影响

Fig.5 Effects of drought stress on root microstructures of three apple rootstocks

A、A1、A2、D1、D2: 垂丝海棠; B、B1、B2、E、E1、E2: 新疆野苹果; C、C1、C2、F、F1、F2: 山定子。A、A1、A2、B、B1、B2、C、C1、C2: 正常供水条件(对照); D、D1、D2、E、E1、E2、F、F1、F2: 干旱胁迫。A~F: 茎的横截面(4×, 标尺=200 μm); A1~F1: 茎1/4的横截面(10×, 标尺=50 μm); A2~F2: 茎的中间部位(10×, 标尺=50 μm)。Ca: 形成层; Pr: 周皮; Px: 初生木质部; Sp: 次生韧皮部; Sx: 次生木质部; Vc: 导管。



表4 干旱胁迫对3种苹果砧木根系解剖指标的影响

Table 4 Effects of drought stress on root anatomical indexes of three apple rootstocks

苹果砧木	根直径/ $\mu\text{m}$		木质部厚度/ $\mu\text{m}$		韧皮部厚度/ $\mu\text{m}$		木质部厚度与根直径之比/%	
	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫	对照	干旱胁迫
垂丝海棠	2800.45±82.15 <sup>aa</sup>	2713.36±90.43 <sup>aa</sup>	448.88±61.12 <sup>aa</sup>	474.15±70.64 <sup>ba</sup>	428.87±18.83 <sup>ab</sup>	587.18±14.71 <sup>aa</sup>	16.31±5.04 <sup>ca</sup>	17.47±3.35 <sup>ca</sup>
新疆野苹果	1352.14±61.05 <sup>ba</sup>	1029.19±73.08 <sup>bb</sup>	379.36±23.23 <sup>ba</sup>	440.09±51.77 <sup>ca</sup>	256.13±16.13 <sup>ba</sup>	283.34±26.74 <sup>ba</sup>	24.76±2.62 <sup>bb</sup>	42.76±4.80 <sup>ba</sup>
山定子	1267.21±52.67 <sup>ba</sup>	931.94±47.18 <sup>cb</sup>	381.63±28.34 <sup>bb</sup>	562.94±39.28 <sup>aa</sup>	163.59±9.21 <sup>ca</sup>	98.26±5.47 <sup>cb</sup>	30.11±2.84 <sup>ab</sup>	60.40±3.86 <sup>aa</sup>

表5 苹果砧木抗旱性与光合指标和叶片解剖结构的相关性分析

Table 5 Correlation analysis of drought resistance, photosynthesis indexes and leaf anatomical structure of apple rootstock

	RWC	WUE	$P_n$	$C_i$	$G_s$	$T_r$	栅栏组 织厚度	海绵组 织厚度	叶片 厚度	上表皮 厚度	下表皮 厚度	根直径	木质部 厚度	韧皮部 厚度	
RWC	1.000														
WUE	-0.055	1.000													
$P_n$	0.849	0.481	1.000												
$C_i$	-0.909*	0.465	-0.553	1.000											
$G_s$	0.995**	-0.154	0.793	-0.946*	1.000										
$T_r$	0.999**	-0.107	0.821	-0.930*	0.999**	1.000									
栅栏组织厚度	0.960**	0.228	0.964**	-0.756	0.927*	0.944*	1.000								
海绵组织厚度	0.881	0.425	0.998**	-0.604	0.829	0.855	0.978**	1.000							
叶片厚度	0.999**	-0.101	0.824	-0.928*	0.999**	1.000**	0.945*	0.858	1.000						
上表皮厚度	0.415	-0.931*	-0.128	-0.755	0.503	0.461	0.142	-0.066	0.457	1.000					
下表皮厚度	0.939*	0.292	0.979**	-0.711	0.900*	0.920*	0.998**	0.990**	0.922*	0.076	1.000				
根直径	0.947*	0.269	0.974**	-0.728	0.910*	0.929*	0.999**	0.986**	0.931*	0.100	1.000**	1.000			
木质部厚度	-0.587	0.840	-0.710	0.871	-0.665	-0.628	-0.336	-0.134	-0.624	-0.980**	-0.273	-0.296	1.000		
韧皮部厚度	1.000**	-0.063	0.845	-0.913*	0.996**	0.999**	0.957*	0.877	0.999**	0.422	0.936*	0.944*	-0.594	1.000	

\*在0.05水平上显著相关; \*\*在0.01水平上显著相关。

表6 主成分分析旋转后的成分载荷矩阵

Table 6 Rotated component matrix of principal component analysis

指标	第一主成分	第二主成分
RWC	0.999	0.037
WUE	0.018	1.000
$P_n$	0.868	-0.496
$C_i$	0.887	0.462
$G_s$	0.991	0.137
$T_r$	0.996	0.089
栅栏组织厚度	0.969	-0.246
海绵组织厚度	0.898	-0.44
叶片厚度	0.996	0.084
上表皮厚度	0.380	0.925
下表皮厚度	0.951	-0.309
根直径	0.958	-0.286
木质部厚度	0.557	0.831
韧皮部厚度	0.999	0.046
特征值	10.527	3.473
方差贡献率	75.194	24.806
累计贡献率	75.194	100.000

叶绿素合成减少或受阻,从而导致叶绿体结构的改变(Zhang等2015)。本试验利用透射电镜观察3种苹果砧木叶肉细胞的叶绿体发现,正常供水条件下,3种砧木的叶绿体都紧贴细胞壁分布。von Caemmerer和Evans (2010)认为,这种分布有利于CO<sub>2</sub>的吸收,进而促进光合作用。干旱胁迫下,3个苹果砧木的叶绿体膨胀变形,淀粉粒变少、甚至消失,基质片层排列松散、囊泡化严重,产生嗜锲颗粒,叶肉细胞出现明显的质壁分离,叶绿体膜结构遭到破坏。垂丝海棠叶绿体超微结构受损程度低于新疆野苹果和山定子(图1),说明垂丝海棠抵抗干旱的能力强于其他两种砧木,这与主成分分析结果一致。Zhang等(2015)在对甘蔗的研究中发现,干旱改变了叶绿体超微结构,叶绿体膜和其片层结构遭到破坏。

叶片蒸腾是植物散失水分的主要途径,水分亏缺时,叶片作为反应最敏感的器官,其形态和解

表7 三种苹果砧木的综合得分及其排名

Table 7 Synthesis scores and ranking of three apple rootstocks

种	主成分得分		综合得分(F)	综合得分排名
	PC1 (F1)	PC2 (F2)		
垂丝海棠	1.08900	0.014356	0.822424	1
新疆野苹果	-0.09047	0.774502	0.124095	2
山定子	-0.86406	-0.788860	-0.845410	3

剖结构能更好地反映植物对干旱逆境的适应性(Pan等2011)。本研究表明, 干旱胁迫下, 3个苹果砧木叶片厚度及上下表皮厚度均减小, 这可能是水分亏缺阻碍叶片水分代谢, 使细胞的生长和分裂受阻, 从而限制了叶片的生长。此外, 3个苹果砧木的叶片厚度和上下表皮厚度存在差异, 表明植物叶片厚度和结构与遗传有关, 且垂丝海棠幼苗叶片厚度和上下表皮厚度显著大于新疆野苹果和山定子。叶片越厚, 储水能力越强(厉广辉等2014), 说明3种苹果砧木中垂丝海棠相对较厚的叶片可以防止水分散失, 较厚的下表皮能有效降低蒸腾, 使垂丝海棠幼苗更好地适应干旱环境, 这与相关性分析结果一致。本试验还发现, 胁迫处理后, 3种苹果砧木的栅栏组织细胞短缩、排列疏松, 海绵组织厚度细胞排列零散、细胞间隙较大, 且叶片栅栏组织厚度、CTR均减小, 这与Zhao等(2016)的研究结果一致。有研究表明, 栅栏组织越厚, 细胞越小, 排列越紧密, 其抗旱能力越好(陈健辉等2011)。3种苹果砧木中, 垂丝海棠具有较厚且发达的双层栅栏组织和较高CTR, 干旱条件下, 发达的栅栏组织可阻止细胞水分蒸发, 双层栅栏组织可提高植物光合速率(Croft等2014), 这表明垂丝海棠在干旱环境中具有较强的适应性和抗旱能力。

茎木质部是植物运输水分的重要通道, 植物应对干旱胁迫时, 其木质部导管会做出相应的响应(周洪华和李卫红2015)。本研究中, 在干旱胁迫下, 3种苹果砧木的导管数目减少, 导管内径显著大于正常供水下砧木的内径, 且垂丝海棠导管数目和导管内径大于其他两种砧木(图4), 这可能是垂丝海棠通过增大导管内径和保证导管数目来增加水分的运输, 从而对干旱胁迫表现出较强的适应能力。单位木质部导管内径越大, 水运阻力就越小, 即运输水分的效率就越高, 抗旱性越强(Willigen等2000)。此外, 有研究表明, 大导管细胞壁薄, 机械

强度低, 高流速的水分通过时, 容易发生阻塞和破碎(Hargrave等1994)。本试验中, 干旱胁迫后3种苹果砧木导管密度小于正常供水下导管密度, 这可能是干旱胁迫下, 茎木质部一方面通过降低导管密度来保证水分运输; 另一方面, 增加管壁厚度和机械强度, 为导管提供了较强的机械支撑力, 从而使较大口径的导管不易破碎, 保证了导管在水分运输过程中的安全性(Mayr等2006; 周洪华和李卫红2015)。本研究进一步验证了前人的结论。

根系是吸收土壤水分的直接器官, 可通过调节自身结构对干旱胁迫做出响应(刘艳等2010)。根系吸收水分经过根表皮、皮层、内皮层到达中柱木质部导管, 再由导管向上运输到地上部(Graca等2010), 维管柱(中柱)由木质部和韧皮部组成, 是水分和营养物质的运输通道(张珺等2009)。本研究表明, 干旱胁迫下, 3种苹果砧木根直径小于对照, 木质部厚度、韧皮部厚度大于对照, 这可能是根系通过改变维管柱结构来响应干旱。此外, 山定子木质化程度最严重, 垂丝海棠的根系木质部在根系内所占比例最小。周智彬和李培军(2002)的研究结果表明, 根维管柱越大, 植物输导组织就越发达, 即3种苹果砧木中垂丝海棠运输水分的能力较强。而Cuneo等(2016)认为, 木质部厚度也影响根系的吸水能力, 发达的木质部可增加导管数目, 从而提高水分运输效率(黄振英等1997), 即3种苹果砧木中山定子的根系也有较强的吸水能力。3种砧木中, 垂丝海棠根系直径显著大于其他两种砧木, 因此, 这也是垂丝海棠的根系木质部在根系内所占比例最小的主要原因。

### 3.3 苹果砧木抗旱性的综合评价

植物的抗旱性与多个因素相关, 指标单一化很难真实准确反映植物耐旱的实质, 因此用多个指标进行植物耐旱能力的综合评价是必要的。本试验以3种苹果砧木的14个相关指标为依据, 对其

进行相关性及主成分分析。结果表明,植物叶片RWC与 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度均呈正相关关系,与 $C_i$ 呈负相关关系(表5)。Ogburn和Edwards (2012)认为,叶片水分的储存与叶片厚度呈正相关,厚叶片可以储存充足的水分,维持稳定的水分供应,干旱条件下,植物通过降低蒸腾速率可以维持叶片中相对高的含水量,这是植物适应干旱逆境的“节流”策略(任磊等2015)。因此,RWC、 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度、 $C_i$ 可作为评价抗旱性的有效指标。主成分分析结果表明,3种苹果砧木的抗旱能力顺序依次为:垂丝海棠>新疆野苹果>山定子。第一主成分以RWC、 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、叶片厚度、下表皮厚度、根直径、韧皮部厚度为主要影响因子,这些指标对评价植物的抗旱性起着主导作用。

#### 参考文献(References)

- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV (2003). Antioxidants oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann Bot*, 91 (2): 179–194
- Chen JH, Li RH, Guo PG, et al (2011). Impact of drought stress on the ultrastructure of leaf cells in three barley genotypes differing in level of drought tolerance. *Chin Bull Bot*, 46 (1): 28–36 (in Chinese with English abstract) [陈健辉, 李荣华, 郭培国等(2011). 干旱胁迫对不同耐旱性大麦品种叶片超微结构的影响. *植物学报*, 46 (1): 28–36]
- Chen XS, Han MY, Su GL, et al (2010). Discussion on today's world apple industry trends and the suggestions on sustainable and efficient development of apple industry in China. *J Fruit Sci*, 27 (4): 598–604 (in Chinese with English abstract) [陈学森, 韩明玉, 苏桂林等(2010). 当今世界苹果产业发展趋势及我国苹果产业优质高效发展意见. *果树学报*, 27 (4): 598–604]
- Colmer TD (2003). Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant Cell Environ*, 26 (1): 17–36
- Croft H, Chen JM, Zhang Y (2014). The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. *Ecol Complex*, 17 (1): 119–130
- Cuneo I, Knipfer T, Brodersen C, et al (2016). Mechanical failure of fine root cortical cells initiates plant hydraulic decline during drought. *Plant Physiol*, 172 (3): 1669–1678
- Graca JP, Rodrigues FA, Farias JRB, et al (2010). Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Braz J Plant Physiol*, 22 (3): 189–197
- Han YF, Luo TJ, Li J, et al (2013). Photosynthetic properties of three chicory lines and their responses to drought stress. *Pratac Sci*, 30 (7): 1036–1043 (in Chinese with English abstract) [韩永芬, 罗天琼, 李娟等(2013). 干旱胁迫条件下菊苣的光合响应. *草业科学*, 30 (7): 1036–1043]
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, et al (1994). Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol*, 126 (4): 695–705
- Huang ZY, Wu H, Hu ZH (1997). The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang. *Chin J Plant Ecol*, 21 (6): 521–530 (in Chinese with English abstract) [黄振英, 吴鸿, 胡正海(1997). 30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应. *植物生态学报*, 21 (6): 521–530]
- Li GH, Zhang K, Liu FZ, et al (2014). Morphological and physiological traits of root in different drought resistant peanut cultivars. *Sci Agric Sin*, 47 (4): 644–654 (in Chinese with English abstract) [厉广辉, 张昆, 刘凤珍等(2014). 不同抗旱性花生品种的叶片形态及生理特性. *中国农业科学*, 47 (4): 644–654]
- Li HS (2000). Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemistry Experiment. Beijing: Higher Education Press, 261–263 (in Chinese with English abstract) [李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 261–263]
- Li S, Zhang L, Yao YQ (2015). Effects of different water stress on active oxygen, stoma and photosynthesis characteristics of wheat. *J Hebei Univ (Nat Sci)*, 35 (5): 487–493 (in Chinese with English abstract) [李思, 张莉, 姚雅琴(2015). 干旱对冬小麦叶片气孔、活性氧和光合作用的影响. *河北大学学报(自然科学版)*, 35 (5): 487–493]
- Li ZL (1987). Plant Microscopy Technique. 2nd ed. Beijing: Science Press (in Chinese) [李正理(1987). 植物制片技术. 第2版. 北京: 科学出版社]
- Liu B, Li M, Cheng L, et al (2012). Influence of rootstock on antioxidant system in leaves and roots of young apple trees in response to drought stress. *Plant Growth Regul*, 67 (3): 247–256
- Liu Q, Li ZH, Wu JY (2016). Research progress on leaf anatomical structures of plants under drought stress. *Agric Sci Technol*, 17 (1): 4–7, 14
- Liu Y, Yue X, Chen GL (2010). Effects of water stress on ultrastructure and membrane lipid peroxidation of leaf and root cells of *Glycyrrhiza uralensis*. *Acta Pratac Sin*, 19 (6): 79–86 (in Chinese with English abstract) [刘艳, 岳鑫, 陈贵林(2010). 水分胁迫对甘草叶片和根系细胞超微结构与膜脂过氧化的影响. *草业学报*, 19 (6): 79–86]
- Mayr S, Hacke U, Schmid P, et al (2006). Frost drought in conifers at the alpine timberline: xylem dysfunction and adaptations. *Ecology*, 87 (12): 3175–3185

- Ogburn RM, Edwards EJ (2012). Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant Cell Environ*, 35 (9): 1533–1542
- Pan CE, Tian LP, Li ZZ, et al (2011). Studies on drought resistance on anatomical structure of leaves of 5 poplar clones. *Chin Agric Sci Bull*, 27 (2): 21–25 (in Chinese with English abstract) [潘存娥, 田丽萍, 李贞贞等(2011). 5种杨树无性系叶片解剖结构的抗旱性研究. *中国农学通报*, 27 (2): 21–25]
- Pei B, Zhang GG, Zhang SY, et al (2013). Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings. *Acta Ecol Sin*, 33 (5): 1386–1396 (in Chinese with English abstract) [裴斌, 张光灿, 张淑勇等(2013). 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 33 (5): 1386–1396]
- Qin X, Zhu JJ, Guan XY, et al (2017). The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars. *Plant Physiol J*, 53 (4): 705–712 (in Chinese with English abstract) [秦茜, 朱俊杰, 关心怡等(2017). 七个甘蔗品种叶片解剖结构特征与光合能力和耐旱性的关联. *植物生理学报*, 53 (4): 705–712]
- Ren L, Zhao XL, Xu J, et al (2015). Varied morphological and physiological responses to drought stress among four tea *Chrysanthemum* cultivars. *Acta Ecol Sin*, 35 (15): 5131–5139 [任磊, 赵夏陆, 许靖等(2015). 4种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应. *生态学报*, 35 (15): 5131–5139]
- Shao HF, Chen Z, Xu JY, et al (2016). Physiological responses of two tobacco cultivar leaves to different drought stresses during seedling stage. *Plant Physiol J*, 52 (12): 1861–1871 (in Chinese with English abstract) [邵惠芳, 陈征, 许嘉阳等(2016). 两种烟草幼苗叶片对不同强度干旱胁迫的生理响应比较. *植物生理学报*, 52 (12): 1861–1871]
- von Caemmerer S, Evans JR (2010). Enhancing  $C_3$  photosynthesis. *Plant Physiol*, 154 (2): 589–592
- Wang SC, Zou YJ, Ma FW (2014). Influence of drought stress on leaf anatomical structure and micro-morphology traits and chloroplast ultrastructure of three *Malus* species. *Agric Res Arid Areas*, 32 (3): 15–23 (in Chinese with English abstract) [王顺才, 邹养军, 马锋旺(2014). 干旱胁迫对3种苹果属植物叶片解剖结构、微形态特征及叶绿体超微结构的影响. *干旱地区农业研究*, 32 (3): 15–23]
- Willigen CV, Sherwin HW, Pammenter NW (2000). Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. *New Phytol*, 145: 51–59
- Wu YW, Song S, Han XM, et al (2015). Responses of apple rootstock leaf structure on water stress. *Agric Sci Technol*, 16 (7): 1395–1397
- Xu Q, Chen YN (2012). Response of anatomy and hydraulic characteristics of xylem stem of *Populus euphratica* Oliv. to drought stress. *Chin J Eco-Agric*, 20 (8): 1059–1065 (in Chinese with English abstract) [徐茜, 陈亚宁(2012). 胡杨茎木质部解剖结构与水力特性对干旱胁迫处理的响应. *中国生态农业学报*, 20 (8): 1059–1065]
- Xu Y, Zhang RX, Cao H, et al (2016). Effect of drought and rehydration on photosynthetic transpiration and water use efficiency of crabapple. *Plant Physiol J*, 52 (4): 514–524 (in Chinese with English abstract) [徐颖, 张瑞雪, 曹辉等(2016). 干旱复水对海棠叶片光合蒸腾及水分利用效率的影响. *植物生理学报*, 52 (4): 514–524]
- Zhang FJ, Zhang KK, Du CZ, et al (2015). Effect of drought stress on anatomical structure and chloroplast ultrastructure in leaves of sugarcane. *Sugar Tech*, 17 (1): 41–48
- Zhang J, Liu ZM, Ma HP, et al (2009). Studies on anatomy and distribution of the vascular bundles in the peach fruit. *Acta Horti Sin*, 36 (5): 639–646 (in Chinese with English abstract) [张珺, 刘志民, 马焕普等(2009). 桃果实维管束的分布及解剖研究. *园艺学报*, 36 (5): 639–646]
- Zhao MY, Hong SJ, Wang CM, et al (2016). Anatomy of different ages of *Streblus asper* leaves and their drought resistance. *Agric Sci Technol*, 18 (1): 87–92
- Zhou HH, Li WH (2015). Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica*. *Chin J Plant Ecol*, 39 (1): 81–91 (in Chinese with English abstract) [周洪华, 李卫红(2015). 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应. *植物生态学报*, 39 (1): 81–91]
- Zhou ZB, Li PJ (2002). A review on the phytotomy research of xerophytes in China. *Res Arid Zone*, 19 (1): 35–40 (in Chinese with English abstract) [周智彬, 李培军(2002). 我国旱生植物的形态解剖学研究. *干旱区研究*, 19 (1): 35–40]

## The response characteristics of the ultrastructure and anatomical structure of three apple rootstocks under drought stress

WANG Yan-Xiu\*, JIA Xu-Mei, SHI Xiao-Yun, ZHU Yan-Fang, HU Ya, GUO Ai-Xia

College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** *Malus halliana*, *M. sieversii* and *M. baccata* were employed as experimental materials and pot culture was used to simulate drought stress. Leaf relative water content (RWC), water use efficiency (WUE) and photosynthetic parameters were determined, the changes in the ultrastructure and anatomic structure of three rootstocks in root, stem and leaf were investigated, and multiple indicators were analyzed by correlation analysis and principal component analysis (PCA) to evaluate drought resistance of the three apple rootstocks. The results showed that compared with normal water condition, the RWC, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) of the three apple rootstocks showed a decline trend, whereas WUE rising under drought stress. The chloroplast ultrastructure and anatomic structure of *M. halliana*, *M. sieversii* and *M. baccata* had different degrees of damage under drought stress, and the magnitude of damage in *M. halliana* was the least and it had a more integrated cell structure than those of *M. sieversii* and *M. baccata*. According to correlation analysis, RWC,  $G_s$ ,  $T_r$ , palisade tissue thickness, leaf thickness, lower epidermis thickness, root diameter and phloem thickness were positive while it correlated negatively with  $C_i$ . Two principal components were obtained which represented 100% of the total variability by PCA. In conclusion, the order of drought resistance was *M. halliana*>*M. sieversii*>*M. baccata*. The RWC,  $G_s$ ,  $T_r$ , palisade tissue thickness, leaf thickness, lower epidermis thickness, root diameter, phloem thickness and  $C_i$  could be used as effective indices to evaluate drought resistance.

**Key words:** drought stress; apple rootstock; leaf; ultrastructure; anatomical structure

Received 2017-09-13 Accepted 2018-03-19

This work was supported by the Natural Science Foundation of Gansu Province (145RJZA167) and Lanzhou Science and Technology Bureau Project (2015-3-76).

\*Corresponding author (wangxy@gsau.edu.cn).