

## 基于叶片解剖结构的澳洲坚果种质资源抗旱性评价

马 静<sup>1,2</sup>, 贺熙勇<sup>1,2</sup>, 陶 亮<sup>1,2</sup>, 吴 超<sup>1,2</sup>, 李志强<sup>1,2</sup>, 官丽丹<sup>1,2,3\*</sup>

1. 云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100; 2. 云南省澳洲坚果农业工程研究中心, 云南景洪 666100; 3. 西双版纳云垦澳洲坚果科技开发有限公司, 云南景洪 666100

**摘 要:** 研究澳洲坚果种质资源叶片解剖结构并评价其抗旱能力, 为澳洲坚果良种选育及引种栽培提供理论依据。利用石蜡切片技术, 分析比较 20 份澳洲坚果种质资源的 11 项叶片解剖结构特征参数, 运用主成分分析法、隶属函数法和系统聚类法对不同种质资源的抗旱性进行综合评价。结果表明: 澳洲坚果叶片为典型的异面叶, 不同种质资源的叶片解剖结构指标间均存在极显著差异 ( $P<0.01$ )。采用主成分分析法得出 11 项指标反映澳洲坚果抗旱能力的顺序为: 栅栏组织厚度>叶片厚度>叶片结构紧密度>栅海比>叶片结构疏松度>上表皮角质层厚度>下表皮厚度>上表皮厚度>下表皮角质层厚度>中脉厚度>海绵组织厚度。采用隶属函数法, 结合各指标所占的权重, 得出 20 份澳洲坚果种质资源的抗旱性顺序为: 1 号>19 号>5 号>10 号>14 号>11 号>16 号>7 号>2 号>20 号>8 号>13 号>18 号>15 号>9 号>3 号>6 号>4 号>17 号>12 号。将抗旱性度量值经过“Z-score”标准化后进行聚类分析, 在遗传距离 15 处, 20 份种质资源分为三大类群。1 号、5 号、10 号、11 号、14 号、16 号和 19 号的叶片较厚, 栅栏组织发达, 栅海比和叶片结构紧密度明显高于其他种质, 具有较高的保水和光合能力, 为高抗旱类群; 3 号、4 号、6 号、9 号、12 号、15 号和 17 号的叶片、表皮及角质层偏薄, 且叶片结构疏松度较高, 表现出较低的抗旱能力, 为低抗旱类群; 其余种质抗旱能力居中。

**关键词:** 澳洲坚果; 种质资源; 叶片解剖结构; 抗旱性

中图分类号: S602.4 文献标识码: A

## Evaluation of Drought Resistance Based on Leaf Anatomical Structure of Macadamia Germplasm Resources

MA Jing<sup>1,2</sup>, HE Xiyong<sup>1,2</sup>, TAO Liang<sup>1,2</sup>, WU Chao<sup>1,2</sup>, LI Zhiqiang<sup>1,2</sup>, GONG Lidan<sup>1,2,3\*</sup>

1. Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong, Yunnan 666100, China; 2. Macadamia Agricultural Engineering Research Center of Yunnan, Jinghong, Yunnan 666100, China; 3. Xishuangbanna Yunken Macadamia Nut Science and Technology Development Company, Ltd. Jinghong, Yunnan 666100, China

**Abstract:** The study of the leaf anatomical structure of macadamia germplasm resources and its drought resistance was aimed to provide theoretical basis for macadamia seed breeding, introduction and cultivation. 11 leaf anatomical parameters of 20 macadamia germplasm resources were analyzed and compared using paraffin section technique. The drought resistance of different germplasm resources was comprehensively evaluated by the principal component analysis, membership function method and systematic clustering method. The results showed that macadamia leaves were typical leaves with different faces, and there were significant differences among the anatomical structure indexes of different germplasm resources ( $P<0.01$ ). Principal component analysis showed that the order of the eleven indexes reflecting the drought resistance of macadamia was thickness of palisade parenchyma thickness>leaf thickness>cell tense ratio>palisade/spongy tissue>sponge ratio>upper cuticle thickness>lower epidermis thickness>upper epidermis thickness>lower cuticle thickness>midrib thickness>spongy parenchyma thickness. According to the membership function

收稿日期 2022-06-21; 修回日期 2022-08-29

基金项目 农业部热带作物种质资源保护项目 (No. 18220024); 云南省热带作物科技创新体系建设专项 (No. RF2023-14); 云南省乡村振兴科技专项 (No. 202104BI090004)。

作者简介 马 静 (1990—), 女, 硕士, 助理研究员, 研究方向: 热带果树生理生态。\*通信作者 (Corresponding author): 官丽丹 (GONG Lidan), E-mail: gld2001@126.com。

method and the weight of each index, the order of drought resistance of the 20 macadamia germplasm resources was as follows: No. 1>No. 19>No. 5>No. 10>No. 14>No. 11>No. 16>No. 7>No. 2>No. 20>No. 8>No. 13>No. 18>No. 15>No. 9>No. 3>No. 6>No. 4>No. 17>No. 12. After “Z-score” standardization, the 20 germplasm resources were classified into 3 groups at 15 genetic distances. No. 1, No. 5, No. 10, No. 11, No. 14, No. 16 and No. 19 had thicker leaves, developed palisade tissue, higher palisade/spongy tissue and cell tense ratio than other germplasms, and had higher water retention and photosynthetic capacity, so they were high drought-resistant groups. The leaves, epidermis and cuticle of No. 3, No. 4, No. 6, No. 9, No. 12, No. 15 and No. 17 were thin, and the leaves were relatively loose, showing low drought resistance, so they were low drought resistance groups. The drought resistance of other germplasms was in the middle.

**Keywords:** macadamia; germplasm resources; leaf anatomical structure; drought resistance

**DOI:** 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.07.009

澳洲坚果 (*Macadamia* spp.) 为山龙眼科澳洲坚果属常绿乔木果树, 原产于澳大利亚昆士兰东南部和新南威尔士东北部沿岸的亚热带雨林地区<sup>[1]</sup>。因其果仁营养丰富、味美可口, 被誉为“坚果之王”和“干果皇后”<sup>[2-3]</sup>。我国澳洲坚果主要分布于云南、广西、贵州、广东等地, 种植面积超过了全球种植面积的 1/2<sup>[4]</sup>。由于全球气候变化及我国种植区多为山地, 土壤水分成为澳洲坚果生长及增产的主要限制因子之一<sup>[5-7]</sup>, 因此, 筛选抗旱澳洲坚果种质资源对产业的快速发展具有重要意义。

植物叶片对环境变化最为敏感且可塑性较强, 其解剖结构特征最能反映植物对干旱等环境的适应能力<sup>[8]</sup>。近年来, 许多学者基于叶片解剖结构开展了植物的抗旱性研究。郭燕等<sup>[9]</sup>比较了 36 个京津冀主栽板栗品种的叶片解剖结构, 并对其抗旱等级进行分类, 结果表明该评价结果与采用叶片保水力的评价结果较为一致。王烟霞等<sup>[10]</sup>研究发现叶片解剖结构能较好地反映杨树的抗旱性, 并筛选出角质层厚度、叶片厚度和 CTR 为主要评价指标。丁祥等<sup>[11]</sup>通过叶片组织结构比较了新疆葡萄砧木的抗旱性, 筛选出 5 个抗旱性较强的砧木品种。范志霞等<sup>[12]</sup>比较了成都地区 10 种园林灌木的叶片解剖结构, 筛选出适宜屋顶、边坡区域种植的强抗旱性植物。在核桃<sup>[13]</sup>、南丰蜜橘<sup>[14]</sup>、平欧杂种榛<sup>[15]</sup>等植物的研究中也发现, 植物的抗旱性与叶片解剖结构存在一定的相关性。澳洲坚果的抗旱性研究多集中于生理指标方面<sup>[16-18]</sup>, 而通过叶片解剖结构对澳洲坚果抗旱性进行评价的研究未见报道。本研究比较澳洲坚果不同种质资源叶片的解剖结构, 对其抗旱性进行初步评价, 为澳洲坚果良种选育及引种栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

1.1.1 植物材料 供试材料均为 10 年生成龄结果树 (表 1)。于 2020 年 8 月, 每个品种选取长势基本一致的 3 株植株, 每株随机选用 3 片新梢自上而下第 2 轮成熟叶备用。

1.1.2 研究地区概况 试验地位于农业农村部景洪澳洲坚果种质资源圃 (100°46'42.24"E, 22°00'50.40"N), 属北热带湿润季风气候, 年均气温 18~22 °C, 年均降水量 1200~1700 mm, 年日照时数 1800~2100 h。试验地平均海拔 550 m, 土壤类型为红壤, pH 4.05~4.35。

表 1 供试材料基本信息  
Tab. 1 Information of test materials

序号 No.	种质编号 Germplasm No.	选育地 Source	品种特性 Variety characteristics
1	YITCMAC00003	中国	高产
2	YITCMAC00004	中国	高产
3	YITCMAC00006	中国	高产、优质
4	YITCMAC00009	中国	高产
5	YITCMAC00031	中国	优质
6	YITCMAC00037	中国	优质
7	YITCMAC00038	中国	优质
8	YITCMAC00039	中国	优质
9	YITCMAC00041	中国	高产
10	YITCMAC00042	中国	优质
11	YITCMAC00043	中国	优质
12	YITCMAC00051	中国	高产、优质
13	YITCMAC00054	泰国	高产、优质
14	YITCMAC00057	泰国	优质
15	YITCMAC00058	中国	高产、优质
16	YITCMAC00066	中国	优质
17	YITCMAC00072	澳大利亚	抗虫
18	YITCMAC00073	澳大利亚	优质
19	YITCMAC00076	澳大利亚	抗风性差
20	YITCMAC00095	澳大利亚	抗虫

## 1.2 方法

将叶片擦拭干净,垂直叶脉横切,取叶片中下部具叶脉 1.0 cm×1.0 cm 的小块,用 FAA 固定液(70%乙醇:冰醋酸:甲醛=18:1:1)固定 24 h 以上。然后将样品移入植物软化液(G1115-500 ML,购自武汉塞维尔生物科技有限公司)中,55 °C 软化 2 周。待组织软化后采取常规石蜡切片法<sup>[19]</sup>制片,切片厚 5 μm。采用 PANNORAMIC 全景切片扫描仪(3DHISTECH, Hungary)对叶片组织信息进行扫描,并使用 CaseViewer 2.2 扫描浏览软件观察、拍摄。成像完成后,使用 Image-Pro Plus 6.0 分析软件测量叶片解剖结构指标(图 1),包括叶片厚度(leaf thickness, LT)、上表皮厚度(upper epidermis thickness, UET)、下表皮厚度(lower epidermis thickness, LET)、上表皮角质层厚度(upper cuticle thickness, UC)、下表皮角质层厚度(lower cuticle thickness, LC)、栅栏组织厚度(palisade parenchyma thickness, PT)、海绵组织厚度(spongy parenchyma thickness, ST)及中脉厚度(midrib thickness, ML)。每份种质制作 3 个样片,每叶片观测 5 个视野,所有测量数据均取 15 个视野的平均值。并按如下公式进行计算:

栅海比(palisade/spongy tissue, P/S) = 栅栏组织厚度/海绵组织厚度

叶片结构紧密度(cell tense ratio, CTR) = 栅栏组织厚度/叶片厚度

叶片结构疏松度(sponge ratio, SR) = 海绵组织厚度/叶片厚度

## 1.3 数据处理

采用 Excel 2010 和 SPSS 23.0 软件进行数据处理分析。运用主成分分析法确定各指标的权重,结合隶属函数法,加权求和得出澳洲坚果不同种质的抗旱性度量值<sup>[20-21]</sup>。将抗旱性度量值“Z-score”标准化后进行聚类分析(欧氏距离)。

隶属函数值的计算公式为: $R(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ ;若某一指标与抗旱性评价为负相关,则用反隶属函数进行计算,反隶属函数计算公式为 $R(X_i) = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ 。式中, $R(X_i)$ 为隶属函数值, $X_i$ 为指标测定值; $X_{\min}$ 和 $X_{\max}$ 为某一指标的最小值和最大值。

抗旱性度量值的计算公式为:

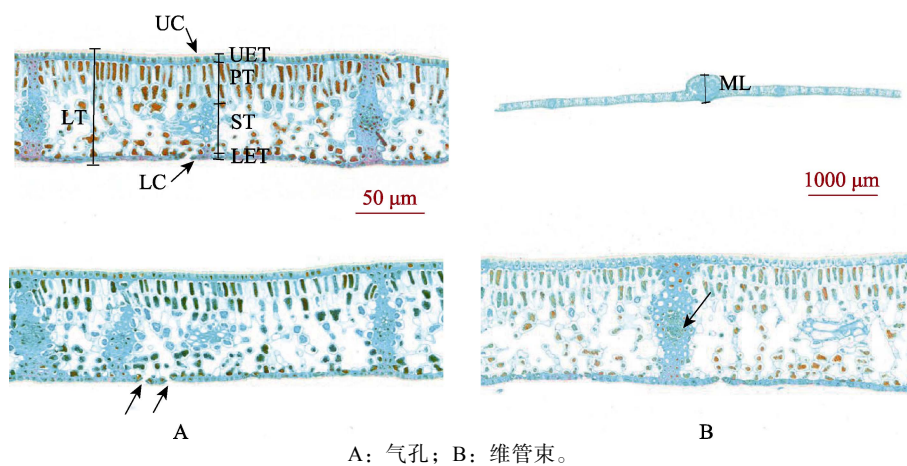
$$D = \sum_{i=1}^n [R(X_i) \times W_i]$$

式中, $D$ 为抗旱性度量值, $W_i$ 为指标的权重。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片解剖结构特征比较

20 份澳洲坚果种质资源叶片的横切面结构基本相同。由图 1 可知,澳洲坚果是典型的异面叶,主要由上表皮细胞层、下表皮细胞层、栅栏组织、海绵组织和维管束组成,且上下表皮细胞层外均覆有角质层。上表皮细胞排列规则,由一层椭圆形或矩形的细胞构成。栅栏组织呈圆柱状,有 2~3 层,排列紧密且垂直于表皮细胞。海绵细胞排列疏松,形态不规则,中间有大量的间隙。澳洲坚果的叶脉发达,主脉上下突起,维管束排列均匀紧密。气孔分布于下表皮。



A: 气孔; B: 维管束。

A: Stoma; B: Vascular bundle.

图 1 澳洲坚果叶片解剖结构

Fig. 1 Leaf anatomical structure of macadamia

由表 2 可知，11 项叶片解剖结构指标在澳洲坚果种质资源间均存在极显著差异 ( $P<0.01$ )。20 份澳洲坚果种质资源的叶片厚度在 269.55~336.12  $\mu\text{m}$  之间，19 号最厚，12 号最薄。上表皮 (10.56~19.60  $\mu\text{m}$ ) 及上表皮角质层 (6.16~8.72  $\mu\text{m}$ ) 分别比下表皮 (10.08~14.72  $\mu\text{m}$ ) 及下表皮角质层 (3.29~4.99  $\mu\text{m}$ ) 厚。栅栏组织厚度在 84.48~121.21  $\mu\text{m}$  之间，海绵组织厚度在 144.78~188.27  $\mu\text{m}$  之间，栅海比为 0.53~0.76，11 号最高，3 号最低。

叶片结构紧密度在 0.29~0.37 之间，叶片结构疏松度在 0.49~0.58 之间。中脉厚度在 477.73~1309.50  $\mu\text{m}$  之间，其中 20 号最厚，17 号最薄，二者相差 2.74 倍。各解剖指标的变异系数在 4.58%~19.69% 之间，由大到小依次为：中脉厚度>上表皮厚度>栅海比>栅栏组织厚度>下表皮角质层厚度>下表皮厚度>海绵组织厚度>上表皮角质层厚度>叶片结构紧密度>叶片厚度>叶片结构疏松度。

表 2 叶片解剖结构差异比较  
Tab. 2 Comparison of anatomical structure of leaves

序号 No.	叶片厚度 LT/ $\mu\text{m}$	上表皮 厚度 UET/ $\mu\text{m}$	下表皮 厚度 LET/ $\mu\text{m}$	上表皮角 质层厚度 UC/ $\mu\text{m}$	下表皮角 质层厚度 LC/ $\mu\text{m}$	栅栏 组织厚 度 PT/ $\mu\text{m}$	海绵 组织厚 度 ST/ $\mu\text{m}$	栅海比 P/S	叶片结构 紧密度 CTR	叶片结构 疏松度 SR	中脉厚度 MT/ $\mu\text{m}$
1	333.06±25.93	19.04±1.21	12.19±1.46	7.66±1.03	4.37±0.65	121.21±10.26	164.27±20.62	0.75±0.09	0.36±0.02	0.49±0.03	830.30±50.85
2	309.22±34.67	18.23±1.18	12.77±0.51	7.94±0.73	4.08±0.58	101.36±21.55	167.20±18.84	0.61±0.11	0.32±0.04	0.54±0.04	818.80±75.97
3	324.29±12.63	17.33±1.36	10.98±1.43	7.67±0.41	3.29±0.60	96.12±14.48	188.27±22.43	0.53±0.14	0.30±0.05	0.58±0.06	794.83±95.60
4	292.54±8.66	16.43±1.00	12.00±0.86	7.63±0.92	3.92±0.58	84.67±8.87	159.58±15.32	0.54±0.10	0.29±0.03	0.55±0.06	1182.93±72.63
5	326.84±16.15	18.63±1.13	12.86±1.08	7.31±0.76	3.33±0.51	117.64±8.55	167.74±14.86	0.71±0.08	0.36±0.02	0.51±0.03	992.37±57.04
6	290.66±19.55	15.33±0.91	10.40±1.27	6.92±0.67	4.17±0.48	91.61±8.55	156.23±13.10	0.59±0.03	0.31±0.01	0.54±0.02	853.07±73.27
7	324.65±23.38	17.65±1.23	13.91±0.98	7.28±0.53	4.34±0.67	104.28±9.40	174.99±17.59	0.60±0.07	0.32±0.03	0.54±0.02	1021.23±89.22
8	304.69±36.77	17.79±1.12	13.12±1.07	7.87±0.49	4.55±0.53	94.78±7.02	163.97±31.99	0.59±0.09	0.31±0.03	0.53±0.04	830.80±98.70
9	276.43±29.96	16.92±1.69	12.17±0.97	7.53±0.67	3.85±0.80	89.41±18.66	146.10±16.35	0.61±0.13	0.32±0.04	0.53±0.04	911.43±89.60
10	322.73±58.15	16.05±1.95	11.79±1.06	7.91±1.15	4.99±1.08	110.92±18.76	157.39±27.85	0.70±0.08	0.34±0.03	0.49±0.03	951.74±23.81
11	299.26±34.04	17.62±1.51	12.30±0.94	7.43±0.66	4.35±0.69	108.85±3.81	147.79±30.55	0.76±0.13	0.37±0.04	0.49±0.05	785.67±39.65
12	269.55±11.30	15.21±0.97	11.09±1.13	6.16±0.57	3.90±0.55	84.48±9.47	145.71±8.65	0.58±0.07	0.31±0.03	0.54±0.04	647.07±57.20
13	303.35±17.67	16.48±1.56	11.45±1.08	8.29±0.85	4.39±0.53	97.19±12.21	160.05±10.70	0.61±0.07	0.32±0.03	0.53±0.03	874.23±81.13
14	331.24±36.19	18.89±1.57	12.21±1.14	8.72±0.77	4.89±0.47	107.62±10.68	174.01±23.97	0.62±0.04	0.33±0.01	0.52±0.03	999.97±99.50
15	294.27±17.83	18.02±1.30	11.42±0.61	7.42±0.61	4.08±0.32	93.51±6.06	158.32±14.56	0.59±0.05	0.32±0.02	0.54±0.02	918.63±112.11
16	312.27±14.20	19.60±1.04	14.72±1.45	7.88±0.45	4.07±0.53	105.53±4.86	159.20±14.55	0.67±0.08	0.34±0.03	0.51±0.03	909.27±68.38
17	313.77±22.91	10.56±0.90	10.08±0.84	7.12±0.51	3.93±0.96	98.62±7.53	178.36±20.67	0.56±0.05	0.32±0.02	0.57±0.04	477.73±43.43
18	285.94±9.88	16.86±1.30	11.22±0.94	6.91±0.54	4.35±0.44	95.50±3.23	144.78±7.94	0.66±0.04	0.33±0.02	0.51±0.03	776.13±97.21
19	336.12±17.30	16.91±1.08	12.38±1.41	7.63±0.85	4.49±0.76	118.33±14.50	172.77±14.34	0.69±0.11	0.35±0.03	0.51±0.04	911.73±21.29
20	327.16±41.26	14.55±1.74	12.49±1.39	7.97±0.87	3.96±0.38	101.21±22.62	179.94±26.76	0.56±0.08	0.31±0.04	0.55±0.03	1309.50±87.54
变异 系数 /%	6.34	11.84	9.21	7.25	10.23	10.52	7.49	10.71	6.51	4.58	19.69
F	7.56**	35.94**	15.41**	8.31**	6.03**	10.78**	6.33**	9.8**	7.98**	6.44**	15.86**

注：\*\*表示差异极显著 ( $P<0.01$ )。  
Note: \*\* indicate extremely significant difference ( $P<0.01$ ).

### 2.2 抗旱指标权重确定

20 份澳洲坚果种质资源在叶片厚度、上表皮、下表皮等 11 项指标均存在极显著差异，具有一定的代表性。因各指标之间存在一定的相关性，反映的信息在一定程度上有重叠，故对 11 项指标进

行主成分分析，计算各指标在反映抗旱性时所占的权重。由表 3 可知，经主成分提取后前 4 个主成分的累计贡献率达到 88.684%，说明前 4 个主成分较好地保留了 11 个指标的绝大部分信息。在第 1 主成分中，CTR 和 P/S 的载荷值较高，主要

表 3 叶片解剖结构性状主成分分析  
Tab. 3 Principal component analysis of anatomical structure trait of leaves

性状 Trait	主成分 Principal component			
	PC <sub>1</sub>	PC <sub>2</sub>	PC <sub>3</sub>	PC <sub>4</sub>
叶片厚度	0.209	0.945	0.206	0.072
上表皮厚度	0.329	0.009	0.793	-0.050
下表皮厚度	0.221	0.152	0.838	-0.039
上表皮角质层厚度	-0.075	0.489	0.481	0.577
下表皮角质层厚度	0.314	-0.085	-0.011	0.885
栅栏组织厚度	0.771	0.608	0.152	0.056
海绵组织厚度	-0.353	0.923	0.037	-0.106
栅海比	0.977	-0.066	0.101	0.119
叶片结构紧密度	0.990	0.053	0.027	0.037
叶片结构疏松度	-0.882	0.267	-0.213	-0.289
中脉厚度	-0.193	0.126	0.712	0.238
特征值	4.344	2.860	1.505	1.047
贡献率/%	34.304	22.530	20.079	11.771
累计贡献率/%	34.304	56.835	76.913	88.684

是与叶片机械支撑和光合能力相关的因子。在第 2 主成分中, 叶片厚度和海绵组织厚度的载荷值较高, 主要是与疏导水分相关的因子。在第 3 主成分中, 上下表皮厚度的载荷值较高, 主要是与提高叶片贮水能力相关的因子。在第 4 主成分中, 上下表皮角质层厚度的载荷值较高, 主要是与保护叶片细胞相关的因子。

将 LT、UET、LET、UC、LC、PT、ST、P/S、CTR、SR、MT 分别记为  $X_1 \sim X_{11}$ , 用主成分分析得到的数值分别除以各主成分对应的特征值的算术平方根, 求得主成分  $F_1$ 、 $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$  的表达式分别为:

$$F_1 = 0.100X_1 + 0.158X_2 + 0.106X_3 - 0.036X_4 + 0.151X_5 + 0.371X_6 - 0.170X_7 + 0.470X_8 + 0.476X_9 - 0.424X_{10} - 0.093X_{11}$$

$$F_2 = 0.559X_1 + 0.005X_2 + 0.090X_3 + 0.289X_4 - 0.050X_5 + 0.360X_6 + 0.546X_7 - 0.039X_8 + 0.031X_9 + 0.158X_{10} + 0.075X_{11}$$

$$F_3 = 0.168X_1 + 0.646X_2 + 0.683X_3 + 0.392X_4 - 0.009X_5 + 0.124X_6 + 0.030X_7 + 0.082X_8 + 0.022X_9 - 0.174X_{10} + 0.580X_{11}$$

$$F_4 = 0.070X_1 - 0.049X_2 - 0.038X_3 + 0.564X_4 + 0.865X_5 + 0.055X_6 - 0.104X_7 + 0.166X_8 + 0.036X_9 - 0.283X_{10} + 0.233X_{11}$$

根据 4 个主成分的权重, 计算主成分的表达式为:

$$F = (\lambda_1 F_1 + \lambda_2 F_2 + \lambda_3 F_3 + \lambda_4 F_4) / (\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 + \lambda_4), \text{式中:}$$

$\lambda_1$ 、 $\lambda_2$ 、 $\lambda_3$ 、 $\lambda_4$  分别为 4 个主成分的特征根<sup>[20]</sup>。即:

$$F = 0.242X_1 + 0.166X_2 + 0.175X_3 + 0.189X_4 + 0.144X_5 + 0.295X_6 + 0.078X_7 + 0.222X_8 + 0.228X_9 - 0.199X_{10} + 0.095X_{11}$$

上述表达式中, 指标前系数越大, 权重越大, 越能反映植物的抗旱性。由表达式可看出, 11 项反映澳洲坚果抗旱性的指标由高到低依次为: 栅栏组织厚度 > 叶片厚度 > 叶片结构紧密度 > 栅海比 > 叶片结构疏松度 > 上表皮角质层厚度 > 下表皮厚度 > 上表皮厚度 > 下表皮角质层厚度 > 中脉厚度 > 海绵组织厚度。

### 2.3 抗旱性综合评价

运用隶属函数法, 得出 20 份澳洲坚果种质资源 11 项指标的隶属函数值, 结合主成分分析法求出的各指标权重, 综合计算抗旱性度量值, 据此对澳洲坚果的抗旱性进行排序。由表 4 可知, 20 份澳洲坚果种质资源的抗旱性由强到弱依次为: 1 号 > 19 号 > 5 号 > 10 号 > 14 号 > 11 号 > 16 号 > 7 号 > 2 号 > 20 号 > 8 号 > 13 号 > 18 号 > 15 号 > 9 号 > 3 号 > 6 号 > 4 号 > 17 号 > 12 号。

### 2.4 种质聚类分析

将 20 份澳洲坚果种质资源的抗旱性度量值经过“Z-score”标准化后进行聚类分析(图 2)。在遗传距离 15 处, 可将 20 份澳洲坚果种质分为三大类。其中, 第 I 类为高抗旱类型, 包含 1 号、5 号、10 号、11 号、14 号、16 号和 19 号; 第 II 类为中抗旱性类型, 包含 2 号、7 号、8 号、13 号、18 号和 20 号; 第 III 类为低抗旱类型, 包含 3 号、4 号、6 号、9 号、12 号、15 号和 17 号。

## 3 讨论

干旱是影响植物生长和发育最主要的非生物胁迫因素之一<sup>[22]</sup>, 在干旱条件下, 为了适应或缓解逆境, 植物的生理代谢和结构特征会发生一定的改变<sup>[23]</sup>。叶片直接暴露于空气中, 对环境条件的反应最为敏感, 其解剖结构特征对植物的抗旱性分析具有一定的指示作用<sup>[24]</sup>。植物叶片越厚, 储水能力越强<sup>[25]</sup>。较大的表皮细胞有利于提高植株的水分调节能力<sup>[26]</sup>。厚的角质层能防止体内水分过度蒸腾, 同时具有较强的折光性, 能防止强日照引起的损伤。此外, 角质层还具有机械支撑作用, 在植株水分供应不足时, 不会立即萎蔫<sup>[27]</sup>。栅栏组织发达, 可促进光合作用, 并能防止干旱时的水分蒸发。海绵组织疏松, 有助于 CO<sub>2</sub> 等气

表 4 20 份澳洲坚果种质隶属函数值和抗旱性度量值  
Tab. 4 Membership function values and drought resistance values of 20 macadamia germplasm resources

序号 No.	叶片 厚度 LT	上表皮 厚度 UET	下表皮 厚度 LET	上表皮角 质层厚度 UC	下表皮角 质层厚度 LC	栅栏 组织厚度 PT	海绵 组织厚度 ST	栅海比 P/S	叶片结构 紧密度 CTR	叶片结构 疏松度 SR	中脉 厚度 MT	D	排名 Order
1	0.954	0.938	0.455	0.586	0.637	1.000	0.448	0.930	0.955	0.023	0.424	1.459	1
2	0.596	0.848	0.580	0.693	0.463	0.460	0.515	0.339	0.445	0.582	0.410	0.860	9
3	0.822	0.749	0.194	0.589	0.000	0.317	1.000	0.000	0.099	1.000	0.381	0.500	16
4	0.345	0.650	0.413	0.574	0.368	0.005	0.340	0.060	0.000	0.624	0.848	0.423	18
5	0.861	0.893	0.599	0.450	0.024	0.903	0.528	0.764	0.901	0.257	0.619	1.240	3
6	0.317	0.528	0.070	0.299	0.515	0.194	0.263	0.260	0.318	0.524	0.451	0.454	17
7	0.828	0.784	0.825	0.437	0.620	0.539	0.695	0.317	0.409	0.537	0.653	0.979	8
8	0.528	0.800	0.654	0.666	0.741	0.281	0.441	0.293	0.305	0.487	0.424	0.803	11
9	0.103	0.704	0.450	0.536	0.331	0.134	0.030	0.380	0.403	0.445	0.521	0.549	15
10	0.799	0.607	0.369	0.683	1.000	0.720	0.290	0.738	0.641	0.000	0.570	1.231	4
11	0.446	0.781	0.479	0.496	0.621	0.663	0.069	1.000	1.000	0.000	0.370	1.191	6
12	0.000	0.514	0.217	0.000	0.359	0.000	0.021	0.238	0.296	0.573	0.204	0.202	20
13	0.508	0.655	0.296	0.831	0.646	0.346	0.351	0.347	0.383	0.423	0.477	0.789	12
14	0.927	0.921	0.459	1.000	0.942	0.630	0.672	0.411	0.455	0.381	0.628	1.199	5
15	0.371	0.825	0.289	0.492	0.464	0.246	0.311	0.289	0.361	0.525	0.530	0.626	14
16	0.641	1.000	1.000	0.670	0.456	0.573	0.332	0.607	0.627	0.214	0.519	1.168	7
17	0.664	0.000	0.000	0.376	0.376	0.385	0.772	0.134	0.321	0.860	0.000	0.392	19
18	0.246	0.697	0.246	0.293	0.620	0.300	0.000	0.575	0.569	0.184	0.359	0.707	13
19	1.000	0.702	0.495	0.573	0.705	0.922	0.644	0.695	0.789	0.269	0.522	1.307	2
20	0.865	0.441	0.518	0.705	0.393	0.456	0.808	0.157	0.220	0.656	1.000	0.810	10

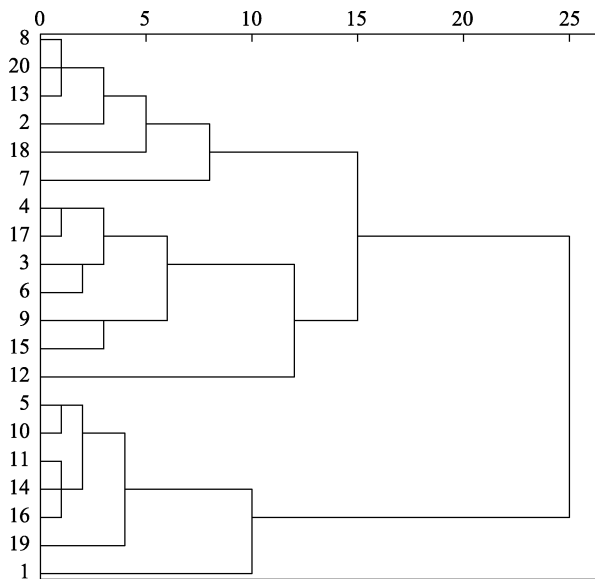


图 2 20 份澳洲坚果种质抗旱性聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis on drought stress resistance of 20 macadamia germplasm resources

体的传导，从而提高植物对水分的利用率<sup>[19]</sup>。叶脉是运输水分和养分的重要器官，发达的主脉更有利于适应干旱环境<sup>[28]</sup>。在本研究中，20 份澳洲坚果种质的叶片解剖结构基本相似，具有不同程度的抗旱特征，如叶片总体较厚，上表皮细胞较

大，排列规则，且上下表皮细胞层外均覆有角质层；栅栏组织发达，海绵组织疏松；主脉发达，维管束排列均匀紧密。但不同种质的叶片解剖结构特征参数均存在极显著差异，在生长过程中表现出不同的适应性。

植物抗旱性的评价方法主要有主成分分析法、隶属函数法、聚类分析和灰色关联度分析等<sup>[26]</sup>。运用单一的方法进行评价具有一定的片面性，本研究分析比较了 20 份澳洲坚果种质的叶片解剖结构指标，采用主成分分析法得出了各项指标对抗旱性的贡献，根据各指标所占的权重结合隶属函数计算出抗旱性度量值，最后运用聚类分析方法进行分类，提高了澳洲坚果抗旱性评价的准确性。本研究结果与其他作物的研究结果有相似之处，也存在不同<sup>[21, 29]</sup>，表明不同作物在干旱环境中采取的抗旱机制不同。选育抗旱品种是提高果树抗旱性最根本的途径。本研究仅利用叶片解剖结构指标对 20 份澳洲坚果种质的抗旱性进行了初步评价，但植物的抗旱性是由多基因控制的性状，不仅与自身的形态特征和生理生化特性有关，同时受环境条件和栽培措施的影响，要形成更全面可靠的评价体系，还需要结合遗传基因、生理

生态和田间管理等多方面加以综合考虑。

## 参考文献

- [1] 贺熙勇, 陶亮, 柳颀, 倪书邦. 世界澳洲坚果产业概况及发展趋势[J]. 中国南方果树, 2015, 44(4): 151-155.  
HE X Y, TAO L, LIU J, NI S B. General situation and development trend of macadamia industry in the world[J]. South China Fruits, 2015, 44(4): 151-155. (in Chinese)
- [2] 刘建福, 黄莉. 澳洲坚果的营养价值及其开发利用[J]. 中国食物与营养, 2005(2): 25-26.  
LIU J F, HUANG L. Nutritional value of macadamia and its development and utilization[J]. Food and Nutrition in China, 2005(2): 25-26. (in Chinese)
- [3] JOHN B, KIM Y, PATRICK S. Compositional analysis and roasting behaviour of gevuina and macadamia nuts[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2010, 45(1): 81-86.
- [4] 耿建建, 陶亮, 岳海, 李志强, 贺熙勇. 澳洲坚果果壳综合利用研究综述[J]. 热带农业科技, 2021, 44(2): 41-47.  
GENG J J, TAO L, YUE H, LI Z Q, HE X Y. Review on comprehensive utilization of macadamia nutshell[J]. Tropical Agricultural Science & Technology, 2021, 44(2): 41-47. (in Chinese)
- [5] 刘建福, 陈长吉, 林松柏, 倪书邦, 贺熙勇, 肖高中. 水分逆境对澳洲坚果育性的影响[J]. 中国南方果树, 2002, 31(3): 34-35.  
LIU J F, CHEN C J, LIN S B, NI S B, HE X Y, XIAO G Z. Effect of water stress on fertility of macadamia[J]. South China Fruits, 2002, 31(3): 34-35. (in Chinese)
- [6] 岳海, 倪书邦, 陈丽兰, 陶丽, 李文华, 原慧芳. 水分胁迫及自然复水对澳洲坚果幼苗叶片性状的影响[J]. 云南农业大学学报, 2008, 23(4): 540-544.  
YUE H, NI S B, CHEN L L, TAO L, LI W H, YUAN H F. Effect of water stress and natural rewatering on leaf traits of macadamia seedlings[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2008, 23(4): 540-544. (in Chinese)
- [7] 黄城, 张鉴波, 巫国军, 黄卓琴, 侯志培, 梁万曾. 澳洲坚果丰产栽培技术[J]. 农业科技通讯, 2022(1): 262-263, 266.  
HUANG C, ZHANG J B, WU G J, HUANG Z Q, HOU Z P, LIANG W Z. High-yield cultivation techniques of macadamia[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2022(1): 262-263, 266. (in Chinese)
- [8] 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(S1): 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 Botany, 2005(S1): 118-127. (in Chinese)
- [9] 郭燕, 张树航, 李颖, 张馨方, 王广鹏. 基于叶片解剖结构的京津冀主栽板栗品种抗旱性评价[J]. 核农学报, 2021, 35(8): 1771-1782.  
GUO Y, ZHANG S H, LI Y, ZHANG X F, WANG G P. Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structure of major chestnut cultivars in Beijing-tianjin-hebei region[J]. Acta Agriculturae Nucleatae Sinica, 2021, 35(8): 1771-1782. (in Chinese)
- [10] 王烟霞, 樊军锋, 程玮哲, 高建社, 周永学. 基于叶片解剖结构的 12 个杨树无性系抗旱性分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(11): 147-154.  
WANG Y X, FAN J F, CHEN W Z, GAO J S, ZHOU Y X. Drought resistances analysis of 12 poplar clones based on leaf anatomical structures[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2021, 49(11): 147-154. (in Chinese)
- [11] 丁祥, 钟海霞, 王西平, 宋军阳, 吴久赞, 刘国宏, 张付春, 胡鑫, 潘明启, 伍新宇. 新疆葡萄砧木叶片解剖结构观察及抗旱性评价[J/OL]. 分子植物育种: 1-18. (2022-04-29) [2022-06-10]. [https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=3uoqIhG8C45S0n9fL2suRadTyEVI2pW9UrhTDCdPD644GNiIncc5eh2Vym7DhRttjmcbjBhjVUrfbRyISJdZV\\_H-iSCoTDbKq&uniplatform=NZKPT](https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=3uoqIhG8C45S0n9fL2suRadTyEVI2pW9UrhTDCdPD644GNiIncc5eh2Vym7DhRttjmcbjBhjVUrfbRyISJdZV_H-iSCoTDbKq&uniplatform=NZKPT).  
DING X, ZHONG H X, WANG X P, SONG J Y, WU J Y, LIU G H, ZHANG F C, HU X, PAN M Q, WU X Y. Observation on leaf anatomical structure and evaluation of drought resistance of grape rootstocks in Xinjiang[J/OL]. Molecular Plant Breeding: 1-18 (2022-04-29)[2022-06-10]. [https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=3uoqIhG8C45S0n9fL2suRadTyEVI2pW9UrhTDCdPD644GNiIncc5eh2Vym7DhRttjmcbjBhjVUrfbRyISJdZV\\_H-iSCoTDbKq&uniplatform=NZKPT](https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=3uoqIhG8C45S0n9fL2suRadTyEVI2pW9UrhTDCdPD644GNiIncc5eh2Vym7DhRttjmcbjBhjVUrfbRyISJdZV_H-iSCoTDbKq&uniplatform=NZKPT). (in Chinese)
- [12] 范志霞, 陈越悦, 付荷玲. 成都地区 10 种园林灌木叶片结构与抗旱性关系研究[J]. 植物科学学报, 2019, 37(1): 70-78.  
FAN Z X, CHEN Y Y, FU H L. Study on drought resistance and leaf structure in 10 species of garden shrubs in Chengdu[J]. Plant Science Journal, 2019, 37(1): 70-78. (in Chinese)
- [13] 白重炎, 高尚风, 张颖, 陈超. 12 个核桃品种叶片解剖结构及其抗旱性研究[J]. 西北农业学报, 2010, 19(7): 125-128.  
BAI C Y, GAO S F, ZHANG Y, CHEN C. Analysis of anatomical leaf structure and drought resistance in 12 varieties of walnut[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2010, 19(7): 125-128. (in Chinese)
- [14] 雷翠云, 刘冰浩, 牛英, 邓崇岭, 梁士楚, 陈国平. 不同品种(系)南丰蜜橘叶片解剖结构比较[J]. 南方农业学报, 2016, 47(11): 1885-1890.  
LEI C Y, LIU B H, NIU Y, DENG C L, LIANG S C, CHEN G P. Comparison of leaf anatomical structure among different *Citrus reticulata* Blanco cv. Kinokuni varieties (lines)[J]. Journal of Southern Agriculture, 2016, 47(11): 1885-1890. (in Chinese)

- [15] 李嘉诚, 罗达, 史彦江, 宋锋惠. 平欧杂种榛叶片解剖结构的抗旱性研究[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9): 462-471.  
LI J C, LUO D, SHI Y J, SONG F H. Study on drought resistance of leaf anatomical structure of *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(9): 462-471. (in Chinese)
- [16] 倪书邦, 贺熙勇, 宫丽丹, 岳海, 陶丽, 陈丽兰, 孔广红. 不同澳洲坚果品种抗旱性的综合评价[J]. 中国农学通报, 2011, 27(13): 8-13.  
NI S B, HE X Y, GONG L D, YUE H, TAO L, CHEN L L, KONG G H. Comprehensive evaluation of drought resistance of different macadamia varieties[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(13): 8-13. (in Chinese)
- [17] 宫丽丹, 马静, 陶亮, 贺熙勇. 持续干旱对澳洲坚果幼苗渗透调节能力的影响[J]. 热带农业科技, 2018, 41(3): 23-26.  
GONG L D, MA J, TAO L, HE X Y. Effect of persistent drought stress on osmotic adjustment of young macadamia tree[J]. Tropical Agricultural Science & Technology, 2018, 41(3): 23-26. (in Chinese)
- [18] 原慧芳, 田耀华, 倪书邦, 岳海. 澳洲坚果幼苗对水分胁迫的生理响应[J]. 福建林业科技, 2008, 35(3): 27-32, 47.  
YUAN H F, TIAN Y H, NI S B, YUE H. Physiological responses of macadamia seedlings to water stress[J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2008, 35(3): 27-32, 47. (in Chinese)
- [19] 王维睿. 基于叶片解剖结构特征的红砂优良家系早期选择[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2015.  
WANG W R. Early stage selection of superior families of *Reaumuria soongocica* based on its leaf anatomical structure[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2015. (in Chinese)
- [20] 宋鹏, 丁彦芬, 朱贵珍, 李涵, 王亚楠. 6 种卫矛属植物叶片解剖结构与抗旱性评价[J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(4): 574-580.  
SONG P, DING Y F, ZHU G Z, LI H, WANG Y N. Evaluation of leaf anatomical structure and drought resistance evaluation of six species of *Euonymus*[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2019, 53(4): 574-580. (in Chinese)
- [21] 刘杜玲, 彭少兵, 孙红梅, 张博勇, 朱海兰. 早实核桃不同品种抗旱性综合评价[J]. 园艺学报, 2014, 41(5): 967-974.  
LIU D L, PENG S B, SUN H M, ZHANG B Y, ZHU H L. Comprehensive evaluation on drought resistance of early fruiting walnut cultivars[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2014, 41(5): 967-974. (in Chinese)
- [22] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, FUJITA D, BASRA S M A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212.
- [23] 朱广龙, 魏学智. 酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征[J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6178-6187.  
ZHU G L, WEI X Z. Leaf morphological plasticity of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in response to natural drought gradient ecotopes[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(19): 6178-6187. (in Chinese)
- [24] 王维睿, 苏世平, 李毅, 王维芳. 6 个地理种群红砂 (*Reaumuria soongocica*) 叶片生态解剖特征及抗旱性评价[J]. 中国沙漠, 2015, 35(4): 895-900.  
WANG W R, SU S P, LI Y, WANG W F. Comparison in leaf eco-anatomical characteristics and drought resistance of six *Reaumuria soongocica* populations[J]. Journal of Desert Research, 2015, 35(4): 895-900. (in Chinese)
- [25] 曾雯珺, 王东雪. 基于叶片解剖结构的岑软系列油茶抗旱性综合评价[J]. 西南农业学报, 2019, 32(11): 2492-2501.  
ZENG W J, WANG D X. Comprehensive evaluation of drought resistance based on leaf anatomical structure of *Camellia oleifera* 'Cenruan' series superior clones[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2019, 32(11): 2492-2501. (in Chinese)
- [26] 王坤, 安家成, 朱昌叁, 梁晓静, 李开祥. 不同化学型油用樟树叶解剖结构特征及其抗旱特性[J]. 南方农业学报, 2019, 50(11): 2525-2531.  
WANG K, AN J C, ZHU C S, LIANG X J, LI K X. Relationship between leaf anatomical structure and drought resistance of different chemotypes oil-used camphor trees[J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(11): 2525-2531. (in Chinese)
- [27] 董建芳, 李春红, 刘果厚, 周世权, 苏亚拉图. 内蒙古 6 种沙生柳树叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 中国沙漠, 2009, 29(3): 480-484.  
DONG J F, LI C H, LIU G H, ZHOU S Q, SU Y L T. Analysis of drought resistance by leaf anatomical structure of six species of sandy willows[J]. Journal of Desert Research, 2009, 29(3): 480-484. (in Chinese)
- [28] 马胜, 齐恩芳, 文国宏, 李掌, 曲亚英, 郑永伟, 白永杰, 贾小霞. 基于叶片显微结构综合评价马铃薯不同品种的抗旱性[J]. 中国马铃薯, 2021, 35(6): 500-506.  
MA S, QI E F, WEN G H, LI Z, QU Y Y, ZHENG Y W, BAI Y J, JIA X X. Comprehensive evaluation of drought resistance of different potato varieties based on leaf microstructure[J]. Chinese Potato Journal, 2021, 35(6): 500-506. (in Chinese)
- [29] 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. (in Chinese)