

竹叶花椒-飞龙掌血嫁接树表型及 生理性状的抗旱响应

王 飞¹, 郝佳波², 胡 青², 郭永清²,
饶绍松³, 陆 斌², 辛培尧¹

(1. 西南林业大学, 国家林业和草原局西南风景园林工程技术研究中心, 云南 昆明 650224;
2. 云南省林业和草原科学院, 云南 昆明 650201; 3. 鲁甸县林业和草原局, 云南 昭通 657199)

摘 要:为探究飞龙掌血作砧木嫁接竹叶花椒后的抗旱响应机制, 以飞龙掌血、竹叶花椒实生树及两者嫁接树为研究对象, 对比分析其根系特征、叶片解剖结构、光合色素及生理指标上的差异, 并测定产量。结果表明: 飞龙掌血 1 年生实生苗根系各指标均显著高于竹叶花椒; 嫁接树叶片栅栏组织、海绵组织厚度相比竹叶花椒显著增加了 46.57% 和 35.38%, 栅海比和叶肉紧密度分别提高了 9.24% 和 21.82%; 与竹叶花椒相比, 嫁接树叶片叶绿素 a、叶绿素 b 及类胡萝卜素的含量各显著增加了 13.5%、87.3% 和 33.5%; 同时, 嫁接树叶片的 SOD 和 POD 活性相比竹叶花椒分别提高了 22.1% 和 6.4%, MDA 含量降低了 4.6%; 叶片各光合色素含量与栅栏组织厚度呈显著正相关关系, 而 MDA 含量与其余指标呈显著负相关关系(除海绵组织厚度以外); 嫁接树的单位投影面积产量相比竹叶花椒提高了 34.1%。可见, 该嫁接组合可以应用于竹叶花椒抗旱砧木的选育和推广实践。

关键词: 竹叶花椒; 飞龙掌血; 砧木; 嫁接; 抗性; 产量

中图分类号: S565; S723.2; Q945.78 **文献标志码:** A

Phenotypic and physiological drought resistance responses of *Zanthoxylum armatum*-*Toddalia Asiatica* grafted tree

WANG Fei¹, HAO Jiabo², HU Qing², GUO Yongqing²,
RAO Shaosong³, LU Bin², XIN Peiyao¹

(1. Southwest Research Center for Landscape Architecture Engineering State Forestry and Grassland Administration in Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224, China; 2. Yunnan Academy of Forestry and Grassland Sciences, Kunming, Yunnan 650201, China; 3. Ludian Forestry and Grassland Bureau, Zhaotong, Yunnan 657199, China)

Abstract: To explore the drought resistance mechanism of *Toddalia asiatica* as rootstock grafting *Zanthoxylum armatum*, the differences in root characteristics, leaf anatomical structure, photosynthetic pigment and physiological indexes of *T. asiatica*, *Z. armatum* and their grafted tree were compared and analyzed, and the yield was measured. The results showed that each index of 1-year-old *T. asiatica* seedlings root system was significantly higher than *Z. armatum*. Comparing to *Z. armatum*, the thickness of palisade tissue and spongy tissue of grafted tree leaf increased by 46.57% and 35.38%, and the palisade spongy ratio and the compactness of mesophyll increased by 9.24% and 21.82%. The thickness of grafted tree palisade tissue and sponge tissue were significantly increased compared to *Z. armatum*, and the palisade spongy ratio and the compactness of mesophyll were also significantly improved. The contents of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid in grafted tree leaves were significantly increased by 13.5%, 87.3% and 33.5% compared with *Z. armatum*. Meanwhile, the activities of SOD and POD were respectively increased by 22.1% and 6.4%, and the content of MDA was decreased by 4.6%. The correlation analy-

收稿日期: 2022-07-20

修回日期: 2022-11-02

基金项目: 云南省科技重点研发计划项目(202102AE090013); 云南省林业科技推广项目(2021ts08)

作者简介: 王飞(1996-), 男, 甘肃平凉人, 硕士研究生, 研究方向为花椒育种和栽培。E-mail: 1767785429@qq.com

通信作者: 陆斌(1966-), 男, 云南昆明人, 研究员, 主要从事经济林育种与栽培研究。E-mail: kmlubin@163.com

辛培尧(1975-), 男, 甘肃定西人, 博士, 教授, 主要从事植物遗传育种与快繁研究。E-mail: xpytgx@163.com

sis showed that the content of photosynthetic pigments was significantly positively correlated with the thickness of palisade tissue, while the content of MDA was significantly negatively correlated with the rest of the indicators, except for sponge tissue thickness. The yield results showed that the yield per unit projected area of the grafted tree was 34.1% higher than that of *Z. armatum*. In conclusion, the grafting combination can be applied to the breeding and popularization of drought-resistant rootstock of *Z. armatum*.

Keywords: *Zanthoxylum armatum*; *Toddalia asiatica*; stock; grafting; resistance; yield

竹叶花椒 (*Zanthoxylum armatum*) 又称青花椒, 隶属芸香科 (Rutaceae) 花椒属 (*Zanthoxylum*), 是一种兼具食用和药用价值的木本油料植物, 广泛分布于云南、四川、重庆等地^[1]。早在《诗经》中就有文字记载其可用作调味料及中药材^[2]。多年来, 国内外研究人员致力于花椒栽培管理^[3-4]、遗传育种^[5-6]、主成分分析与利用^[7-8]以及产品贮藏加工^[9-10]等多方面的研究, 且取得了显著成效。竹叶花椒是云南省传统主栽花椒种之一, 主要分布在金沙江、牛栏江流域的干热河谷区以及丽江、楚雄等部分地区^[11]。随着花椒产业的发展和良种推广, 花椒现已成为云南主要经济树种之一^[6]。但由于干热河谷地区特殊的环境和立地条件, 干旱少雨、土壤贫瘠等问题日益突出, 这严重影响了花椒的推广种植。因此, 针对云南竹叶花椒种植区的生态条件, 开展提高竹叶花椒相关抗旱性研究, 对扩大花椒产区、促进花椒产业的发展至关重要。

嫁接苗是经济林木栽培最常用的苗木类型, 而优良砧木的选育对后期嫁接苗木的长势、抗逆性、果实的产量和品质等至关重要^[12]。应用砧木良种嫁接可增强栽培品种的抗逆性, 如抗旱^[13-14]、抗寒^[15]、抗盐碱^[16-17]以及抗病虫害^[18]等。目前, 国内外在苹果 (*Malus pumila*)^[19]、柑橘 (*Citrus reticulata*)^[20-21]、葡萄 (*Vitis vinifera*)^[22-23]等果树中有关砧木选育嫁接的研究报道较多, 且大部分是通过研究植株各组织表型、解剖结构以及各生理指标的变化来反映砧木嫁接对接穗的影响。但有关花椒砧木选育及利用砧木嫁接来提高花椒抗逆性等方面的研究鲜见报道。龚霞等^[24]选用大红袍作砧木, 通过嫁接不同接穗品种, 为四川南部花椒产区筛选出了少刺且具有一定抗病虫害特性的砧穗组合。蔡麟阁等^[25]通过观测 3 种砧木材料嫁接无刺花椒后接口愈合情况、成活率、生长结果状况及抗病性等指标, 发现豆椒作为无刺花椒砧木效果最好。在花椒抗旱砧木选育研究中, 龚霞等^[26]设置了不同干旱胁迫梯度, 测定了 6 种花椒砧木的膜透性、叶片含水量、生长量等, 利用隶属函数法对其抗旱性强弱进

行了排序; 而有关花椒的解剖结构、内在生理生化抗旱响应机制等却鲜见报道。

飞龙掌血 (*Toddalia asiatica*) 是芸香科飞龙掌血属 (*Toddalia*) 多年生木质藤本植物, 自然分布于云南、贵州等干热河谷区的路旁、山坡疏林中, 其主根深扎, 侧根及毛细根密集, 对于旱、贫脊的土壤适应性较强^[27]。另外, 在系统发育研究中, Li 等^[28]基于 16 个物种的叶绿体基因组构建最大似然系统发育树, 发现飞龙掌血属与花椒属的亲缘关系最为密切。根据前期嫁接和初步栽培观测, 发现以飞龙掌血作砧木嫁接竹叶花椒后其嫁接亲和性较好, 无“大小脚”现象, 且嫁接苗在干旱条件下生长表现良好, 是选育抗旱花椒砧木的优良材料。目前有关飞龙掌血嫁接竹叶花椒后的主要性状表现及抗旱响应机制尚未清楚。因此, 本研究在观测竹叶花椒和飞龙掌血 1 年生实生苗根系特征的基础上, 对比分析了飞龙掌血做砧木嫁接竹叶花椒后叶片的解剖结构、色素含量及主要生理指标的差异, 并测算了果实产量, 以期揭示飞龙掌血作为竹叶花椒抗旱砧木的特性和栽培价值, 为竹叶花椒抗旱砧木的选育及该嫁接组合的应用推广提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

材料采集在鲁甸明德花椒庄园进行。明德花椒庄园位于云南省昭通市鲁甸县小寨镇, 属低纬度山地季风气候; 年平均气温 14.7℃, 年均无霜期 289 d, 年均降水量仅 74.1 mm。从庄园育苗基地随机各选 5 株竹叶花椒和飞龙掌血 1 年生实生苗作为根系观测材料。同时, 以 2 年生飞龙掌血实生树为砧木, 接穗在 4 年生竹叶花椒上采集, 用枝接法嫁接。待嫁接树接口愈合后, 在园内选取长势基本一致的 2 年生飞龙掌血、4 年生竹叶花椒及其嫁接树各 5 株作为试验样木, 在每株样木树冠外围向阳面采集 1 年生枝条 4~6 叶位上完好的健康成熟功能叶, 装入采样管, 标记后置于液氮中带回实验室备用。所有材料于 2022 年 4—5 月采集, 保证采样前 2 个月无

降雨及人工灌溉,且此时正值云南旱季末期,植株受干旱的影响较大,嫩叶略卷曲,采集的样品更具代表性。

1.2 实生苗根系观测

清水浸泡并冲洗干净的完整苗木根系,利用万深 LA-S 植物根系分析仪(杭州万深检测科技有限公司)测量并统计竹叶花椒和飞龙掌血 1 年生实生苗的根系总根长、体积、平均直径、根尖数以及分叉数等指标。

1.3 叶片解剖结构观察

参考李亚男等^[29]提出的石蜡切片法,分别制作飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶子最宽处横切面切片(厚度 10~12μm),利用徕卡 Leica 显微镜观察并拍照。根据图像中标注的比例尺大小,用 Image J 软件测量叶片组织厚度,取值为多视野下的平均值,并计算栅海比、叶肉组织紧密度及疏松度。

1.4 叶片光合色素含量测定

参考李萍^[30]采用的光合色素含量测定方法,利用相关公式分别对应计算飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素的含量。

1.5 叶片生理指标测定

分别测定飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性和丙二醛(MDA)含量 3 种主要生理指标。超氧化物歧化酶、过氧化物酶活性和丙二醛含量的测定方法分别为比色法、愈创木酚法和硫代巴比妥酸法^[31]。

1.6 果实产量测算

选取冠幅基本一致的竹叶花椒和嫁接树各 5 株,在果实成熟期测量各单株枝条数、枝条长度、枝条果穗数、鲜果产量及单位面积产量,并计算各指标平均值。

1.7 数据统计分析

用 Excel 2003、SPSS 20.0 等软件进行数据整理和统计学分析。

2 结果与分析

2.1 竹叶花椒和飞龙掌血的根系特征

结合根系扫描结果(图 1)和扫描数据方差分析(表 1)可以看出,竹叶花椒和飞龙掌血 1 年生苗木根系之间的各项扫描参数均呈现显著差异,其中飞龙掌血的总根长、根体积和平均直径分别是竹叶花椒的 1.3、1.8、1.2 倍。从根系各指标的描述统计可以看出飞龙掌血苗木根系更为密集、发达,说明其对干旱的适应能力更强。

2.2 砧木嫁接对竹叶花椒叶片解剖结构的影响

飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树的叶片解剖结构和各微观形态指标统计分析结果如图 2、表 2 所示。由图 2 可以直观地看出,飞龙掌血叶片的栅栏组织非常发达,厚度占到叶片总厚度的 50% 以上;经计算,发现嫁接树叶片的栅栏组织、海绵组织厚度与竹叶花椒相比分别显著提高了 46.57% 和 35.38%。但相比飞龙掌血,嫁接树叶片的栅栏组织显著降低了 45.81%,而海绵组织却显著增加了 50.61%。从叶片栅海比(PSR)来看,嫁接树的栅海比与竹叶花椒相比虽提高了 9.24%,但两者差异不显著。竹叶花椒和嫁接树叶片的叶肉组织紧密度和疏松密度在 $P<0.05$ 水平上差异显著。相比竹叶花椒,嫁接树叶片的叶肉组织紧密度增加了 21.82%(表 2)。

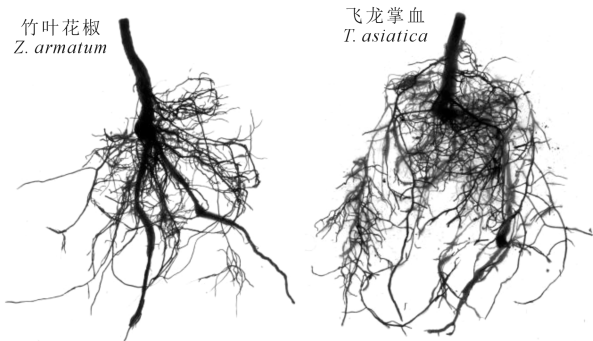


图 1 竹叶花椒和飞龙掌血苗木根系扫描
Fig.1 Root scanning of seedlings in *Z. armatum* and *T. asiatica*

表 1 飞龙掌血和竹叶花椒苗木根系特征比较

材料 Material	总根长/cm Total root length	根体积/cm ³ Volume	平均直径/cm Diameter	根尖数 No. of root-tip	分叉数 No. of root-branch
飞龙掌血 <i>T. asiatica</i>	580.99±21.74	23.73±2.58	1.62±0.05	322±10	1440±67
竹叶花椒 <i>Z. armatum</i>	436.25±21.12	13.24±0.27	1.35±0.03	280±12	1125±60
F 值 <i>F</i> value	22.800	16.343	18.466	6.336	12.140
P 值 <i>P</i> value	0.000	0.000	0.000	0.018	0.002

注:数据显示为“均值±标准误差”。下同。
Note: The data shows “mean±standard error”. The same below.

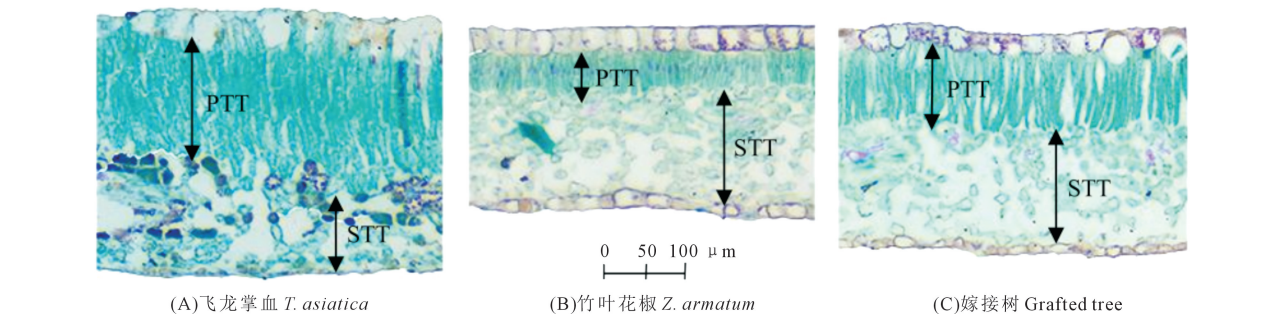


图 2 飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片解剖结构横切面

Fig.2 Cross-section of leaf anatomy of *T. asiatica*, *Z. armatum* and their grafted tree

表 2 飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片解剖结构特征比较

Table 2 Comparison of anatomical features of *T. asiatica*, *Z. armatum* and their grafted tree

材料 Material	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/ μm	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/ μm	叶片厚度 Leaf thickness/ μm	栅海比 Palisade spongy ratio/%	叶肉紧密度 Compactness of mesophyll/%	叶肉疏松度 Porosity of mesophyll/%
飞龙掌血 <i>T. asiatica</i>	188.86 $\pm$ 3.09a	102.00 $\pm$ 2.10c	367.39 $\pm$ 2.75a	185.46 $\pm$ 2.67a	51.47 $\pm$ 1.16a	27.81 $\pm$ 0.75c
竹叶花椒 <i>Z. armatum</i>	69.83 $\pm$ 1.94c	113.47 $\pm$ 4.50b	277.14 $\pm$ 1.59c	61.69 $\pm$ 2.02b	25.21 $\pm$ 0.73c	40.97 $\pm$ 0.86b
嫁接树 Grafted tree	102.35 $\pm$ 2.33b	153.62 $\pm$ 4.88a	333.13 $\pm$ 4.06b	67.39 $\pm$ 3.02b	30.71 $\pm$ 0.52b	46.13 $\pm$ 1.43a

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。
Note: In the same column, different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same as below.

2.3 砧木嫁接对竹叶花椒叶片光合色素含量的影响

嫁接树叶片的 3 种光合色素含量均介于飞龙掌血和竹叶花椒之间。嫁接树叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量相比竹叶花椒对应显著增加了 13.5%、87.3%、33.5 %;但与飞龙掌血相比,嫁接树对应的 3 种光合色素含量则显著降低了 13.4%、9.9%、29.2%(图 3)。嫁接组合的 3 个物种之间叶片各光合色素含量均达显著差异水平,说明砧木嫁接显著提高了竹叶花椒的光合色素含量,促进了光合作用。

2.4 砧木嫁接对竹叶花椒抗旱生理指标的影响

从飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片的 SOD、POD 活性和 MDA 含量的测定分析结果可以看出(表 3),与竹叶花椒相比,嫁接树叶片的 SOD 和 POD 活性分别提高了 22.1%和 6.4%,但 MDA 含量减少了 4.6%;与飞龙掌血相比,嫁接树叶片的 SOD 和 POD 活性分别减少了 6.2%和 15.7%,而 MDA 含量却提高了 84.1%。这 3 项生理指标在嫁接组合的 3 个物种间均达显著差异水平。

2.5 叶片解剖结构、光合色素含量和抗旱生理指标的相关关系

表 4 中 3 种光合色素含量之间呈极显著正相关,Chl.a 与 Chl.b、Caro.的相关系数 r 分别为 0.89 和

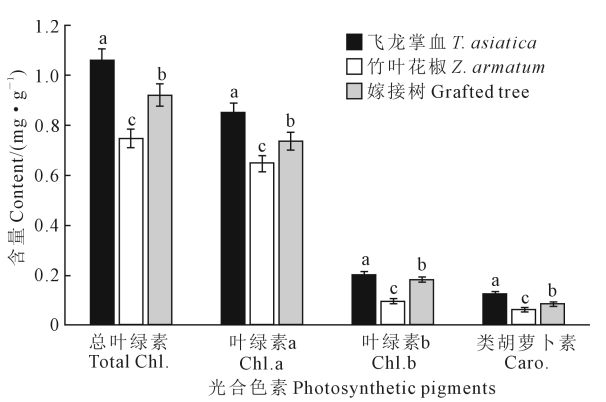


图 3 飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片光合色素含量比较

Fig.3 Comparison of photosynthetic pigment content in leaves of *T. asiatica*, *Z. armatum*, and their grafted tree

0.97;栅海比与栅栏组织厚度(PTT)、3 种光合色素含量、SOD 和 POD 活性均呈极显著正相关关系,但与海绵组织厚度(STT)和 MDA 含量呈极显著负相关关系,而丙二醛(MDA)含量除了与海绵组织厚度极显著正相关之外,与其余各指标(PTT、PSR、Chl.a、Chl.b、Caro.、SOD 和 POD)均显著或极显著负

相关,其中与栅海比的相关系数最大($r = -0.98$)。而值得注意的是,海绵组织厚度与 3 种光合色素含量之间均不相关。

2.6 竹叶花椒和嫁接树产量比较分析

竹叶花椒和嫁接树的树体特征及果实产量统计结果见表 5。方差分析显示,竹叶花椒和嫁接树的平均枝条长度、枝条果穗及单位面积产量呈显著差异。其中,相比竹叶花椒,嫁接树的平均枝条果穗和单位投影面积产量分别显著提高了 57.1% 和 34.1%,而平均枝条长度显著降低了 31.6%。

表 4 叶片解剖结构、光合色素含量及抗旱生理指标间的相关性分析

Table 4 Analysis of leaf anatomy, photosynthetic pigment content and correlation between main physiological indicators									
指标 Index	叶片解剖结构 Leaf anatomical structure			光合色素含量 Photosynthetic pigment content			主要生理指标 Main physiological indicators		
	STT	PTT	PSR	Chl.a	Chl.b	Caro.	SOD	POD	MDA
STT	1.00	-0.41 *	-0.62 **	-0.23	0.14	-0.27	-0.92 **	-0.71 **	0.63 **
PTT		1.00	0.96 **	0.96 **	0.81 **	0.97 **	0.49 *	0.85 **	-0.93 **
PSR			1.00	0.90 **	0.66 **	0.92 **	0.68 **	0.94 **	-0.98 **
Chl. a				1.00	0.89 **	0.97 **	0.30	0.74 **	-0.84 **
Chl. b					1.00	0.83 **	-0.08	0.42	-0.57 *
Caro.						1.00	0.36	0.77 **	-0.88 **
SOD							1.00	0.82 **	-0.76 **
POD								1.00	-0.95 **
MDA									1.00

注: ** 和 * 分别表示在 $P<0.01$ 水平上极显著相关和 $P<0.05$ 水平上显著相关。PSR: 栅海比。
Note: ** and * indicate extremely significant correlation at $P<0.01$ and significant correlation at $P<0.05$ level, respectively. PSR: Palisade spongy ratio.

表 5 竹叶花椒和嫁接树果实产量分析

Table 5 Analysis of fruit yield of <i>Z. armatum</i> and its grafted tree						
材料 Material	冠幅 Canopy/m ²	枝条数 No. of branches	枝条平均长度 Average length of branches/cm	枝条平均果穗数 Average No. of fruit ears per branch	鲜果产量 Fresh fruit yield/kg	单位投影面积产量 Yield of unit projected area/(kg · m ⁻²)
竹叶花椒 <i>Z. armatum</i>	2.7×2.3	25±4	117±7.8 a	7±1 b	0.78±0.17	0.1256±0.01 b
嫁接树 Grafted tree	2.8×2.5	38±6	80±3.7 b	11±1 a	1.17±0.16	0.1684±0.01 a

3 讨 论

抗逆性是植物在长期抵抗和适应极端环境的过程中,经自然选择形成的稳定的、可遗传的特性,这种特性可在植物体内部各组织结构及生理生化反应等方面得以体现^[32]。竹叶花椒受干热河谷地区特殊气候的影响,干旱成为限制其生长、分布的主要因素^[33]。因此,通过优良砧木的选择来提高竹叶花椒抗旱性在生产上有着重要的实践意义。相关研究表明,通过优良砧木嫁接可在一定程度上改变植物内部原有的组织结构及生理生化过程,增强树体抗旱、抗寒等能力,以达到经济林果提质增产的目的^[34]。

表 3 飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树主要生理指标分析

Table 3 Analysis of main physiological indexes of <i>T. asiatica</i> , <i>Z. armatum</i> , and their grafted tree			
材料 Material	超氧化物酶活性 SOD activity /(U · g ⁻¹)	过氧化物酶活性 POD activity /(μg · g ⁻¹ · min ⁻¹)	丙二醛含量 MDA content /(μmol · g ⁻¹)
飞龙掌血 <i>T. asiatica</i>	11.26±0.03a	35.45±0.49a	8.05±0.13c
竹叶花椒 <i>Z. armatum</i>	8.65±0.11c	28.05±0.16c	15.53±0.05a
嫁接树 Grafted tree	10.56±0.05b	29.85±0.14b	14.82±0.06b

植物根系是评判植物抗旱性强弱的重要指标,扎根越深、根系越发达就越能适应干旱和贫瘠的环境^[35]。通过对竹叶花椒和飞龙掌血 1 年生实生苗根系扫描数据的分析,发现两者根系的各项扫描指标间均呈显著差异,其中飞龙掌血的总根长、体积和平均直径分别是竹叶花椒的 1.3、1.8 倍和 1.2 倍;从数据描述统计结果可以看出飞龙掌血苗木根系更为密集、发达,说明其对干旱的适应能力更强。

叶子是绝大多数植物进行光合作用的器官,对外界环境变化敏感,其叶形和内部解剖结构均能反映植物对周边环境的适应性^[36]。如植物比叶面积小,具角质层或蜡质层,栅栏组织发达,上表皮细胞排列紧密等特征都是对干旱生境的响应^[37-38]。李

鸿雁等^[39]对 6 种牧草叶片的 9 项与抗旱相关的解剖结构参数进行了测定,并利用叶片各项抗旱相关参数对抗旱能力进行了综合评价,发现不同牧草的叶片厚度、栅栏组织和海绵组织的厚度之间差异显著,且指出栅栏组织越紧密其抗旱能力越强。而本研究通过对飞龙掌血、竹叶花椒及其嫁接树叶片解剖结构分析发现,利用抗旱砧木飞龙掌血嫁接,可显著增加竹叶花椒栅栏组织、海绵组织及叶片总厚度,提高栅海比和叶肉紧密度,这与上述研究结论相符,说明砧木嫁接在一定程度上增强了竹叶花椒的干旱适应性。

植物光合色素含量与其光合生产力紧密正相关,尤其是叶绿素。长期的干旱环境会阻碍植物光合色素的积累,使光合生产力下降^[40]。而通过砧木嫁接显著增加了竹叶花椒叶片中 3 种光合色素的含量,提高了其在干旱环境下的光合生产力,这为植株有机物的积累和正常生长奠定了基础。植物体内部的组织结构与其生理生化过程密切相关^[41],如叶片栅栏组织的厚度、紧密度与光合作用相关;气孔的密度、大小与呼吸作用相关。本研究通过对叶片解剖结构、光合色素含量及主要生理指标的相关性分析,发现 3 种光合色素含量与叶片栅栏组织厚度显著相关,但与海绵组织厚度却不相关,这是因为叶绿体主要存在于叶片栅栏组织中,而光合作用的主要场所就是叶绿体。孙旺旺等^[42]在研究连翘叶片解剖结构和色素含量时指出,叶绿体中含有叶绿素、类胡萝卜素等多种光合色素,而叶绿体则主要位于叶片栅栏组织的细胞内。

植物为了适应干旱环境,其抗氧化能力、渗透调节作用以及膜脂过氧化程度等均会随之改变。相关研究表明,在干旱胁迫过程中,各蛋白酶(POD、SOD、CAT 等)活性、渗透调节物的含量如脯氨酸(Pro)以及膜脂过氧化反应产物(MDA)含量等均会变化以响应干旱胁迫^[43],这对判断植物抗旱性强弱有着重要的指示作用。其中,抗氧化酶 POD、SOD 等主要参与清除细胞内产生的活性氧自由基(ROS),进而帮助植物体抵御和忍耐干旱、高温等非生物逆境造成的伤害^[44]。石晓英等^[19]研究了干旱胁迫下 3 种中间砧对苹果苗生理特征的影响,发现从胁迫开始到结束,POD 和 SOD 活性呈先升后降的趋势,且各砧穗组合的变化幅度存在差异,指出干旱胁迫初期植物体会通过提高抗氧化酶活性来适应干旱环境,这与本研究结果基本一致。通过砧木嫁接,发现嫁接树的 POD、SOD 活性相比竹叶花椒有了显著的提高,这说明在干旱条件下嫁接树能

更多地同时利用 POD、SOD 清除细胞内的 ROS,避免细胞膜损伤以应对干旱环境。另外,干旱胁迫下会加快膜脂过氧化反应,致使 MDA 过多积累。有研究表明 MDA 含量和植物抗旱性呈负相关^[45]。本研究经测定发现,干旱环境下竹叶花椒的 MDA 含量最高,而抗旱性较强的飞龙掌血则最低,嫁接树介于飞龙掌血和竹叶花椒之间,在一定程度上表明花椒抗旱性与 MDA 含量呈反比关系,这与前人研究结果相一致。经相关性分析,发现除了海绵组织厚度之外,MDA 含量与其他各指标均呈显著负相关关系,而现有的研究已表明植物抗旱性与海绵组织呈反比关系,与栅海比、光合色素含量及抗氧化物活性呈一定的正相关关系^[46],这进一步说明竹叶花椒 MDA 含量与其抗旱性为负相关。相比竹叶花椒,嫁接树的 MDA 含量显著降低,这间接反映出嫁接树在干旱环境下细胞膜脂损伤程度较低,说明其干旱适应性更强。

4 结 论

飞龙掌血作砧木嫁接竹叶花椒后,可显著增加竹叶花椒叶片的栅栏组织厚度和叶肉紧密度,促进叶片中光合色素含量的积累,增强光合作用能力,调节主要生理指标的含量,进而提高竹叶花椒的抗旱性。研究结果可为竹叶花椒抗旱砧木选育和该嫁接组合的应用推广奠定理论基础。

参 考 文 献:

[1] 胡梅,叶萌,苟勇. 竹叶花椒的花芽形态分化及其芽结构[J]. 核农学报, 2019, 33(7): 1423-1431.
HU M, YE M, GOU Y. The flower bud morphological differentiation and bud structure of *Zanthoxylum armatum* DC. [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(7): 1423-1431.

[2] 李建红,张水华,孔令会. 花椒研究进展[J]. 中国调味品, 2009, 34(2): 28-31, 35.
LI J H, ZHANG S H, KONG L H. Research development of Chinese prickly ash[J]. China Condiment, 2009, 34(2): 28-31, 35.

[3] DATT G, CHAUHAN J S, BALLABHA R. Influence of pre-sowing treatments on seed germination of various accessions of Timroo (*Zanthoxylum armatum* DC.) in the Garhwal Himalaya[J]. Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants, 2017, 7: 89-94.

[4] 冯志伟,闫争亮,段兆尧,等. 桑拟轮蚧在竹叶花椒上的发生危害与综合治理[J]. 中国森林病虫, 2012, 31(3): 35-37, 16.
FENG Z W, YAN Z L, DUAN Z Y, et al. Occurrence and damage of *Pseudaulacaspis pentagona* in *Zanthoxylum armatum* and its control [J]. Forest Pest and Disease, 2012, 31(3): 35-37, 16.

[5] 邓洪平,徐洁,陈锋,等. 九叶青椒遗传多样性的形态与分子鉴定[J]. 西北植物学报, 2008, 28(10): 2103-2109.
DENG H P, XU J, CHEN F, et al. Morphological and molecular identification on genetic diversity of *Zanthoxylum armatum* var. *novem folius*

- [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28 (10): 2103-2109.
- [6] 毛云玲, 张雨, 郭永清, 等. 竹叶花椒“云林 1 号”“云林 2 号”无性系选育与栽培研究[J]. 西部林业科学, 2021, 50(1): 132-137.
MAO Y L, ZHANG Y, GUO Y Q, et al. Clonal selection and cultivation techniques of ‘Yunlin No. 1’ and ‘Yunlin No. 2’ of *Zanthoxylum armatum*[J]. Journal of West China Forestry Science, 2021, 50(1): 132-137.
- [7] PAVANI P, NAIKA R. Evaluation of antibacterial activity and GCMS analysis of *Zanthoxylum ovalifolium* fruit extracts[J]. Journal of Pharmaceutical Research International, 2021, 33(30B): 7-17.
- [8] WEI W J, CHEN X H, GUO T, et al. A review on classification and biological activities of alkaloids from the genus *Zanthoxylum* species [J]. Mini Reviews in Medicinal Chemistry, 2021, 21(3): 336-361.
- [9] SUN J, SUN B G, REN F Z, et al. Effects of storage conditions on the flavor stability of fried pepper (*Zanthoxylum bungeanum*) oil [J]. Foods, 2021, 10(6): 1292.
- [10] 周婷. 冷榨法与溶剂法提取藤椒油的品质差异和抑菌、抗氧化活性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2015.
ZHOU T. Quality, antibacterial and antioxidant activity of *Zanthoxylum armatum* DC. Prodr. oil extracted by cold pressing and organic solvent extraction[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2015.
- [11] 谷丽萍, 王锡全, 张伏全, 等. 云南花椒产业发展现状及对策[J]. 西部林业科学, 2015, 44(5): 142-147.
GU L P, WANG X Q, ZHANG F Q, et al. The current situation and development strategy of *Zanthoxylum bungeanum* industry in Yunnan [J]. Journal of West China Forestry Science, 2015, 44(5): 142-147.
- [12] WEBSTER A D. Rootstock and interstock effects on deciduous fruit tree vigour, precocity, and yield productivity [J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 1995, 23(4): 373-382.
- [13] HAN Q Q, LUO J X, LI Z J, et al. Improved drought resistance by intergeneric grafting in Salicaceae plants under water deficits[J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 155: 217-225.
- [14] 刘丙花, 赵登超, 梁静, 等. 4 个品种核桃砧木幼苗干旱生理响应及抗旱性评价[J]. 经济林研究, 2020, 38(1): 11-19.
LIU B H, ZHAO D C, LIANG J, et al. Physiological responses to drought stress and resistances evaluation of four cultivars of walnut rootstock seedlings [J]. Non-Wood Forest Research, 2020, 38(1): 11-19.
- [15] 范宗民, 孙军利, 赵宝龙, 等. 不同砧木‘赤霞珠’葡萄枝条抗寒性比较[J]. 果树学报, 2020, 37(2): 215-225.
FAN Z M, SUN J L, ZHAO B L, et al. Evaluation of cold resistance of one-year shoots from ‘Cabernet Sauvignon’ grape vine grafted on different rootstocks [J]. Journal of Fruit Science, 2020, 37(2): 215-225.
- [16] PÉREZ-JIMÉNEZ M, PÉREZ-TORNERO O. Mutants of *Citrus macrophylla* rootstock obtained by gamma radiation improve salt resistance through toxic ion exclusion[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 155: 494-501.
- [17] 张德, 张瑞, 张夏燧, 等. 不同抗盐性苹果砧木对盐胁迫的生理响应[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(4): 86-94.
ZHANG D, ZHANG R, ZHANG X Y, et al. Physiological response of different salt-tolerant apple rootstocks to salt stress[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(4): 86-94.
- [18] 韩忠才. 不同砧木嫁接茄子栽培效果及抗病增产机制的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2007.
HAN Z C. Research of different stocks grafted eggplant cultivation effect and disease-resistant production increase mechanism [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2007.
- [19] 石晓英, 王荣, 姬新梅, 等. 干旱胁迫下不同中间砧对苹果苗生理特性及 MdPIP1-I 基因表达的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 73-78.
SHI X Y, WANG R, JI X M, et al. Effects of different interstocks on physiological characteristics and MdPIP1-I gene expression of grafted apple trees under drought stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 73-78.
- [20] BALFAGÓN D, TERÁN F, DE OLIVEIRA T D R, et al. Citrus rootstocks modify scion antioxidant system under drought and heat stress combination[J]. Plant Cell Reports, 2022, 41(3): 593-602.
- [21] SILVA M C, SOUSA A R O, CRUZ E S, et al. Phenotyping of new hybrid citrus rootstocks under water deficit reveals conserved and novel physiological attributes of drought tolerance[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2019, 41(6): 105.
- [22] REINGWIRTZ I, URETSKY J, CUNEO I F, et al. Inherent and stress-induced responses of fine root morphology and anatomy in commercial grapevine rootstocks with contrasting drought resistance [J]. Plants, 2021, 10(6): 1121.
- [23] 由佳辉. 9 个葡萄砧木品种抗旱性比较研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021.
YOU J H. Comparative study on drought resistance of nine grape rootstock varieties[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2021.
- [24] 龚霞, 陈政, 李佩洪, 等. 南路大红袍砧木嫁接花椒(幼树期)亲和性及抗性初步研究[J]. 四川农业科技, 2019, (1): 19-22.
GONG X, CHEN Z, LI P H, et al. Preliminary study on affinity and resistance of Chinese prickly ash (juvenile stage) in south road [J]. Science and Technology of Sichuan Agriculture, 2019, (1): 19-22.
- [25] 蔡麟阁, 周桂珍. 砧木对无刺花椒生长结果及品质的影响[J]. 林业实用技术, 2014, (11): 51-53.
CAI L G, ZHOU G Z. Effect of rootstock on the growth results and quality of prickly Chinese prickly ash [J]. Forestry Practical Technology, 2014, (11): 51-53.
- [26] 龚霞, 李佩洪, 陈政, 等. 几种花椒砧木的抗旱性研究[J]. 陕西林业科技, 2020, 48(3): 13-18.
GONG X, LI P H, CHEN Z, et al. Drought resistance of several rootstocks for grafting *Zanthoxylum bungeanum* [J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 2020, 48(3): 13-18.
- [27] 庄红丹. 飞龙掌血的化学成分研究[D]. 昆明: 云南师范大学, 2021.
ZHUANG H D. Studies on the chemical constituents of *Toddalia asiatica* (L.) Lam [D]. Kunming: Yunnan Normal University, 2021.
- [28] LI P, LEI K, JI L S. Characterization of the complete chloroplast genome of *Toddalia asiatica* (L.) Lam [J]. Mitochondrial DNA. Part B, Resources, 2021, 6(5): 1650-1651.
- [29] 李亚男, 严炜, 罗丽娟, 等. 一种低毒透明剂制作植物叶片石蜡切片的方法[J]. 热带农业科学, 2019, 39(4): 58-61.
LI Y N, YAN W, LUO L J, et al. Preparation of paraffin sections of

plant leaves with a low-toxic transparent agent[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2019, 39(4): 58-61.

[30] 李萍. 光照强度对 3 种大型卷瓣凤梨叶片解剖结构及光合色素含量的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(12): 2065-2074.

LI P. Effects of light intensity on the leaf anatomical structure and photosynthetic pigments of 3 giant alcantarea species [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(12): 2065-2074.

[31] 张杰, 孙叶烁, 薛一花, 等. 贮藏温度对白菜叶片 SOD、POD 活性及 MDA 含量的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(10): 113-119.

ZHANG J, SUN Y S, XUE Y H, et al. Effects of storage temperature on SOD and POD activities and MDA contents in Chinese cabbage leaves[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(10): 113-119.

[32] DOUNAVI A, NETZER F, CELEPIROVIC N, et al. Genetic and physiological differences of European beech provenances (*F. sylvatica* L.) exposed to drought stress[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 361: 226-236.

[33] 杨再强, 谢以萍. 金沙江干热河谷退耕还林与生态问题的研究[J]. 经济林研究, 2003, 21(4): 40-44.

YANG Z Q, XIE Y P. Study on returning cultivation land to forest and ecological problems in Jingshajiang dry heat valley [J]. Non-Wood Forest Research, 2003, 21(4): 40-44.

[34] NIMBOLKAR P K, BANOTH S, AMARJEET K R. Rootstock breeding for abiotic stress tolerance in fruit crops[J]. International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology, 2016, 9(3): 375-380.

[35] 吴盼婷, 王江民, 沈佳逾, 等. 不同菊花品种根系、地上部和叶片相关指标分析及抗逆性评价[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(2): 46-54.

WU P T, WANG J M, SHEN J Y, et al. Analyses on related indexes of root, above-ground part and leaf of different cultivars of *Chrysanthemum morifolium* and stress resistance evaluation [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2017, 26(2): 46-54.

[36] 曾惠敏, 赵冰. 28 个八仙花品种叶片解剖结构与植株耐旱性的关系[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(1): 10-19.

ZENG H M, ZHAO B. Relationship between leaf anatomical structure and drought tolerance of 28 *Hydrangea* cultivars[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(1): 10-19.

[37] GEEKIYANAGE N, GOODALE U M, CAO K F, et al. Leaf trait variations associated with habitat affinity of tropical karst tree species [J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(1): 286-295.

[38] 叶龙华, 黄香兰, 薛立. 干旱对树木叶片性状及抗旱生理的影响[J]. 世界林业研究, 2014, 27(1): 29-34.

YE L H, HUANG X L, XUE L. Effects of drought on leaf traits and drought-resistant physiology of trees [J]. World Forestry Research, 2014, 27(1): 29-34.

[39] 李鸿雁, 李志勇, 师文贵, 等. 6 种豆科牧草叶片解剖性状与抗旱性关系研究[J]. 西北植物学报, 2010, 30(10): 1989-1994.

LI H Y, LI Z Y, SHI W G, et al. Leaf anatomic indexes and the relations with drought resistance of the six forage of leguminosae [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(10): 1989-1994.

[40] 王彬, 胡红玲, 胡庭兴, 等. 干旱胁迫对桢楠幼树生长及光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(2): 79-87, 96.

WANG B, HU H L, HU T X, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and growth of *Phoebe zhennan* seedlings [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(2): 79-87, 96.

[41] BAKER R L, YARKHUNOVA Y, VIDAL K, et al. Polyploidy and the relationship between leaf structure and function: implications for correlated evolution of anatomy, morphology, and physiology in *Brassica* [J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 3.

[42] 孙旺旺, 孟宪敏, 徐秀源, 等. 金叶连翘叶片色素含量和解剖结构研究[J]. 植物研究, 2020, 40(3): 321-329.

SUN W W, MENG X M, XU X Y, et al. Contents of pigments and anatomical structure in the leaves of *Forsythia koreana* ‘sun gold’ [J]. Bulletin of Botanical Research, 2020, 40(3): 321-329.

[43] 芮海英, 王丽娜, 金铃, 等. 苗期干旱胁迫对不同大豆品种叶片保护酶活性及丙二醛含量的影响[J]. 大豆科学, 2013, 32(5): 647-649, 654.

RUI H Y, WANG L N, JIN L, et al. Effect of drought stress at seedling on protective enzyme activity and MDA content of different soybeans[J]. Soybean Science, 2013, 32(5): 647-649, 654.

[44] 王志昊, 叶冬梅, 何炎红, 等. 5 种沙生植物丙二醛、脯氨酸和 2 种氧化物酶比较[J]. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3727-3731.

WANG Z H, YE D M, HE Y H, et al. Comparison of the content of MDA, Proline and activity of two kinds of enzyme in 5 common desert plants[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(11): 3727-3731.

[45] 赵振宁, 赵宝颢. 不同大豆品种在萌发期对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2018, 36(2): 131-136.

ZHAO Z N, ZHAO B X. Physiological response and drought resistance evaluation of different soybean varieties to drought stress at germination stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2018, 36(2): 131-136.

[46] 陈展宇. 旱稻抗旱解剖结构及其生理特性的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2008.

CHEN Z Y. Research on anatomic structure of drought resistance and physiological characteristic of upland rice [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2008.