

## 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

秦茜<sup>1,2</sup>, 朱俊杰<sup>1,2</sup>, 关心怡<sup>1,2</sup>, 于天卉<sup>1,2</sup>, 曹坤芳<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室培育基地, 南宁530004; <sup>2</sup>亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁530004

**摘要:** 甘蔗(*Saccharum* L.)是重要的糖料作物, 典型的C<sub>4</sub>植物。选育抗旱甘蔗品种是当前生产上一个重要任务。本文选择抗旱性不同的7个甘蔗品种, 进行桶栽实验, 从叶片解剖结构、光合特性和耐旱性方面探讨它们的水碳协调关系。结果表明: (1)叶片厚度、表皮厚度、叶肉细胞厚度表现为强抗旱>中等抗旱>弱抗旱品种; (2)抗旱性强的品种叶脉密度显著高于抗旱性较弱的品种, 气孔密度、叶脉密度和净光合速率(P<sub>n</sub>)正相关; (3)强抗旱性品种的叶片具有较高的维管束鞘面积比率(BS:M), 这种BS:M与P<sub>n</sub>、水分利用效率正相关, 与叶片膨压丧失点负相关; (4)叶片耐失水能力与P<sub>n</sub>正相关。综上可知, 抗旱性强的甘蔗品种更具碳代谢优势, 它们的高BS:M既提高了叶片供水能力, 又提高了叶片CO<sub>2</sub>浓缩能力, 进而有利于获得高光合速率; 同时, 甘蔗的耐旱性与光合能力保持协调。研究结果对甘蔗抗旱栽培和育种具有参考意义, 也为解释C<sub>4</sub>草本植物高光合效率提供了新证据。

**关键词:** 甘蔗; 抗旱性; 叶片解剖; 光合特征; 膨压丧失点; 水分关系

甘蔗(*Saccharum* L.)生长在热带和亚热带地区, 喜光喜温, 是重要的糖料作物和能源作物, 具有很高的经济价值。我国是世界第三大甘蔗生产国, 甘蔗总产量仅次于巴西和印度, 主要蔗区分布于西南和华南, 其中广西是我国甘蔗种植面积最大的省区, 产量约占全国的70% (安东升等2015)。目前, 我国蔗区面临的主要自然灾害是干旱(黄晚华等2013), 甘蔗抗旱性研究是当前重要命题。

甘蔗属于C<sub>4</sub>等面叶草本植物, 叶片直立, 上下表皮都有气孔, 有利于接收光能及与外界环境进行气体交换(Boyce和Leslie 2012), 光合效率一般比C<sub>3</sub>植物高得多(Osborne和Sack 2012; Taylor等2011)。高效的光合作用需要消耗大量的水分。一方面, 植物通过减小气孔孔径调节气孔密度, 减少蒸腾耗水, 适应干旱(Osborne和Sack 2012); 另一方面, 植物通过调控叶脉系统的发育, 优化输水效率, 调节叶片的水分和养分供应(Brodribb和Feild 2010)。研究表明, 大多数C<sub>4</sub>植物的叶脉密度比C<sub>3</sub>植物的高, 导管系统运输水分能力更强, 利于其高光合(McKown和Dengler 2010)。C<sub>4</sub>植物叶片具有特殊的“花环型”结构, 进入维管束鞘(bundle sheath, BS)中的CO<sub>2</sub>不易“漏出”, 起CO<sub>2</sub>浓缩作用, 大大促进了光合作用和光合水分利用效率(water use efficiency, WUE)。有些C<sub>4</sub>植物叶片的BS细胞与叶肉(mesophyll, M)细胞的比值比较高, 有的种维管束鞘面积比率(BS:M)更是接近1:1 (McKown和Dengler 2009), 促进了光合作用和水分传输能力。

叶片是植物水分运输调节的关键环节, 叶片中水分传导的阻力能够占到整个植物水分运输系统阻力的1/3 (Sack等2003)。气孔密度反映植物叶片水分蒸腾耗水能力, 叶脉密度反映叶片供水能力, 为了协调光合与耗水的矛盾, 气孔密度与叶脉密度之间要保持协同关系(Brodribb和Jordan 2011)。叶片膨压丧失点时的水势(water potential at turgor loss point,  $\pi_{tp}$ )是植物耐旱性的重要指标(Bartlett等2012)。同时, 叶片水分的储存和供应与叶片厚度有很大关系, 在干旱期间, 厚叶片可以储存充足的水分, 维持稳定的水分供应(Ogburn和Edwards 2012)。干旱生境的植物叶片表皮一般较厚, 角质层也相对比较厚, 细胞间隙的空隙却相对较小(宫慧芳等2012; 庞杰等2013), 这样植物能够有效地减少水分的耗散, 为其在干旱生境中更好的生存提供了条件。一般认为, 植物的耐旱能力与其生产力为权衡关系(Grime 1977), C<sub>4</sub>植物是否存在这样的权衡关系还不清楚。

耐旱甘蔗品种叶片形态结构特征已有一些研究报道。例如, 在叶片解剖特征方面, 抗旱性强的甘蔗材料一般表现为叶片数量少, 叶窄且厚, 表皮细胞角质层厚, 刚毛长且多, 气孔下陷, 气孔密度大, 叶脉数多, 泡状细胞带加宽(党晓宏等2014)。

收稿 2017-02-20 修定 2017-03-17  
资助 国家自然科学基金(31460102)和广西自然科学基金(2015-GXNSFAA139082)。

\* 通讯作者(E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn)。

然而,从水力结构和功能特性方面对甘蔗抗旱性的探讨还很少。研究不同抗旱性甘蔗品种间的水分关系特征及其利用的特点和差异,可为甘蔗的栽培和抗旱品种选育提供理论依据,也为C<sub>4</sub>草本植物的水分关系特点提供新参考。为此,本研究选择7种不同抗旱性的甘蔗品种进行桶栽可控实验,测定它们的叶片解剖结构、水力学特征、光合能力和抗旱能力,以探讨:(1)不同抗旱性甘蔗品种的叶片水分供应能力及叶片水分关系特征的差异;(2)作为高光合效率的C<sub>4</sub>草本植物,甘蔗叶片的水分供需关系特点,验证C<sub>4</sub>植物保证充足的水分是为了进行高效率的光合作用。

## 材料与方法

### 1 研究地点及实验材料

2016年3月30日于广西壮族自治区南宁市广西大学林学院苗圃大棚内进行实验。实验地点,位于22°51'N 108°17'E,海拔83 m,属亚热带季风气候,夏长冬短,阳光充足,雨量充沛,年均温22°C,年均降水量938 mm。选取了强抗旱性的甘蔗(*Saccharum* L.)品种‘桂糖11号’(GT11)、‘桂糖47号’(GT47),中抗旱性的‘桂糖46号’(GT46)、‘桂糖49号’(GT49)、‘新台糖22号’(XTT22),弱抗旱性或不抗旱的‘G98-56’和‘粤糖60号’(YUE60),桶栽种植。塑料桶上口口径35 cm,下口径25 cm,桶高35 cm,桶底留有3个孔径为1 cm左右的排水孔。每桶1~2个单芽,每个品种种植20桶并随机摆放在大棚中。每天正常供水(每桶浇水量相同),保持最大田间持水量。在2016年6月开始实验参数的测定。

### 2 实验方法

#### 2.1 叶片解剖测定

每个品种选取长势一致的3株甘蔗,剪取正+1叶(最高可见肥厚带叶片),取其叶片的中部(用于主脉直径的测定)和叶片靠近尖端处,进行徒手切片。切片在光学显微镜DM 3000 (Leica Inc., Bensheim, Germany)下进行观察拍摄,并用ImageJ软件测量计算叶片解剖指标。测得叶片上下表皮的厚度、BS细胞和叶肉(M)细胞的面积、泡状细胞的面积以及叶片和表皮厚度。BS:M=BS面积/(BS面积+M面积)×100% (Griffiths等2013)。

气孔密度和大小的测量。采用指甲油印迹法

(Russo等2010)。在叶片中上部用指甲油涂抹在叶片正面和背面的中部(避开主脉)大致1 cm<sup>2</sup>的区域上,等待3~5 min指甲油干后,用镊子撕下,置于载玻片上,然后制片。用书压一晚上,再在光学显微镜DM 3000下观察拍片,每个品种选取至少30张图片用ImageJ软件计数和测量气孔的大小。

叶脉密度测定。避开主脉,剪取叶片中上部叶片面积约为2 cm<sup>2</sup>,将剪下的样本放入盛有5% NaOH溶液的试管中煮沸20~30 min,观察叶肉组织的降解,待叶脉较明显时,将样本在蒸馏水中浸泡30 min,再移到5% NaClO里漂白10 min,最后取出样本用蒸馏水浸泡30 min,在光学显微镜DM 3000下,对叶脉进行拍照,每个品种至少选取30张图片,用ImageJ软件测量视野内叶脉的总长度,计算单位叶面积叶脉的总长度,即叶脉密度。

#### 2.2 叶片光合特征

用便携式光合测定仪(LI-6400, LI-COR, Nebraska, USA)于2016年6月上午9:00~11:30测定叶片的净光合速率( $P_n$ )和最大气孔导度( $G_s$ ),每个品种至少选择3个长势一致的个体,所用叶片均为正+1叶。光强设定为2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,叶片温度为30°C。测定前先用此光强照射叶片,让叶片进行充分光诱导,待气体交换数据稳定后再记录。为了减少温室CO<sub>2</sub>浓度波动对测定的影响,使用外接CO<sub>2</sub>小钢瓶,样本室CO<sub>2</sub>浓度设置为400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。 $WUE=P_n/G_s$ 。

#### 2.3 膨压丧失点测定

用渗透压仪VAPOR (Wescor 5600, Utah, USA)测定叶片的膨压丧失点渗透势。测定前先校准仪器。选取正+1叶,用打孔器从叶片上取一定数量的小圆片,然后用锡纸分别将每个小圆叶片包好并且标记,放入液氮中。2~3 min后取出来,摊开需要测定的样品,用镊子尖头快速戳十几个孔,迅速放入渗透压仪的样品池内,按下“OPEN/CLOSE”键,设置自动重复测量。当临近的2次的测量值趋于稳定,停止测量,记录数据,所记录数据为饱和膨压时的渗透势(osmotic potential at full turgor,  $\pi_{osm}$ )。代入公式:  $\pi_{ip} = 0.832\pi_{osm} - 0.631$  (Bartlett等2012),计算出 $\pi_{ip}$ 。

### 3 数据分析

数据计算在Excel中进行,叶片解剖结构的测

量使用ImageJ软件, 统计分析用SPSS 19.0 (SPSS Inc., USA)软件, 绘图用SigmaPlot 12.0软件。各性状参数值之间差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA)的最小显著性差异法(least significant difference, LSD), 叶片结构和生理特征参数值之间的关系用回归方法分析。

### 实验结果

不同抗旱性品种间的叶片解剖结构特征有很大差异。由表1可知, 甘蔗的叶片属于等面叶, 没有栅栏组织和海绵组织的分化, 气孔在上下表皮均有分布, 且下表皮气孔数量明显比上表皮多。在生长环境相同的情况下, 甘蔗品种间气孔密度差异明显, 抗旱性高的甘蔗品种叶片的气孔密度较高但气孔(保卫细胞的长度)显著较小(图1-B), 气

孔密度和气孔长度的范围分别是247.79~281.5个·mm<sup>-2</sup>和25.09~29.4 μm。叶脉密度基本呈现相似的规律, 即高抗旱品种>中抗旱品种>不抗旱品种, 7个品种叶脉密度在29.68~45.94 mm·mm<sup>-2</sup>之间, 密度特别高。叶片主脉导管直径也是抗旱性较高的品种显著大于抗旱性较低品种。

甘蔗叶片的上表皮一般都比下表皮稍微厚些, 抗旱性较强的甘蔗品种比抗旱性弱的品种的叶片表皮要厚, 且差异显著(表2)。叶片厚度与叶肉细胞的厚度表现为相同的差异性, 抗旱性强的品种的厚度显著大于抗旱性弱的品种, BS:M值在29.62%~43.52%之间, 抗旱性高的GT11和GT47的BS:M值显著高于其他抗旱性较弱的品种。单位叶面积泡状细胞所占的百分比在7.24%~9.81%之间, 在7种不同抗旱性品种间均无明显差异。

表1 七种不同抗旱性甘蔗品种的气孔和叶脉特征

Table 1 Stomatal and vein traits of the seven sugarcane varieties

品种	上表皮气孔密度/ 个·mm <sup>-2</sup>	下表皮气孔密度/ 个·mm <sup>-2</sup>	总气孔密度/个·mm <sup>-2</sup>	气孔长度/μm	主脉导管直径/μm	叶脉密度/mm·mm <sup>-2</sup>
GT11	111.00±10.73 <sup>a</sup>	217.15±1.32 <sup>a</sup>	328.15±9.41 <sup>a</sup>	25.09±0.44 <sup>c</sup>	64.48±1.94 <sup>ab</sup>	45.94±1.13 <sup>a</sup>
GT47	96.48±3.58 <sup>ab</sup>	209.36±12.19 <sup>a</sup>	305.84±13.86 <sup>ab</sup>	26.21±0.18 <sup>bc</sup>	67.75±1.98 <sup>a</sup>	37.02±0.23 <sup>bc</sup>
GT46	97.96±3.20 <sup>ab</sup>	186.65±11.54 <sup>a</sup>	284.61±10.75 <sup>abc</sup>	26.57±0.38 <sup>bc</sup>	63.00±3.16 <sup>ab</sup>	33.47±0.50 <sup>bc</sup>
GT49	101.05±5.66 <sup>ab</sup>	187.99±5.29 <sup>a</sup>	289.04±9.56 <sup>abc</sup>	27.07±0.03 <sup>bc</sup>	64.98±5.19 <sup>ab</sup>	36.29±2.53 <sup>bc</sup>
XTT22	89.63±6.38 <sup>abc</sup>	181.68±13.27 <sup>a</sup>	271.31±19.33 <sup>bc</sup>	26.30±1.12 <sup>bc</sup>	52.8±1.48 <sup>b</sup>	35.84±2.63 <sup>bc</sup>
G98-56	70.14±2.09 <sup>c</sup>	177.65±4.20 <sup>a</sup>	247.79±2.11 <sup>c</sup>	27.66±0.35 <sup>b</sup>	53.5±1.90 <sup>b</sup>	38.80±1.78 <sup>b</sup>
YUE60	77.94±2.57 <sup>bc</sup>	173.88±11.88 <sup>a</sup>	251.82±14.43 <sup>bc</sup>	29.40±0.28 <sup>a</sup>	63.41±2.46 <sup>ab</sup>	29.68±0.96 <sup>c</sup>

表中数据表示为平均值±标准误, 同列数据用不同小写字母标识表示差异显著( $P<0.05$ ); 表2同。

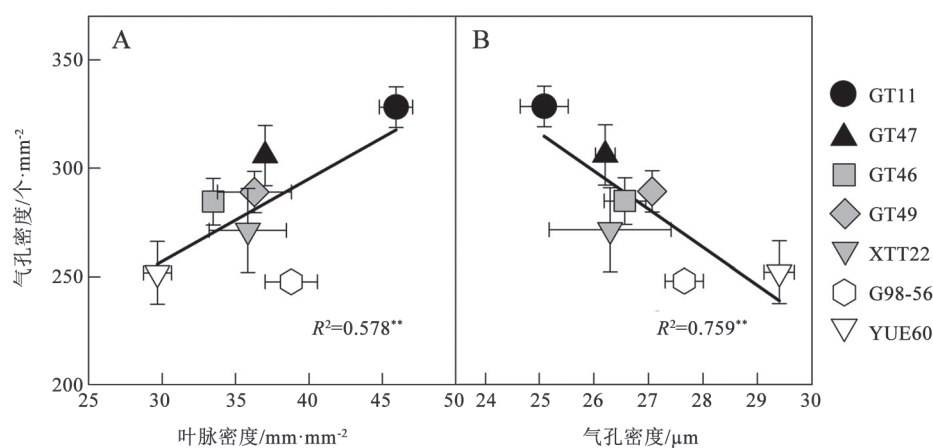


图1 气孔密度与叶脉密度(A)以及气孔长度(B)的相关关系

Fig.1 Correlations of stomatal density with vein density (A) and stomatal length (B)

黑色符号是高抗旱性的甘蔗品种, 灰色符号是中等抗旱性甘蔗品种, 空心符号是低抗旱性品种; \*\*: 对比指标间极显著相关( $P<0.01$ ), 图2和4同。

表2 七种不同抗旱性甘蔗品种的叶片性状

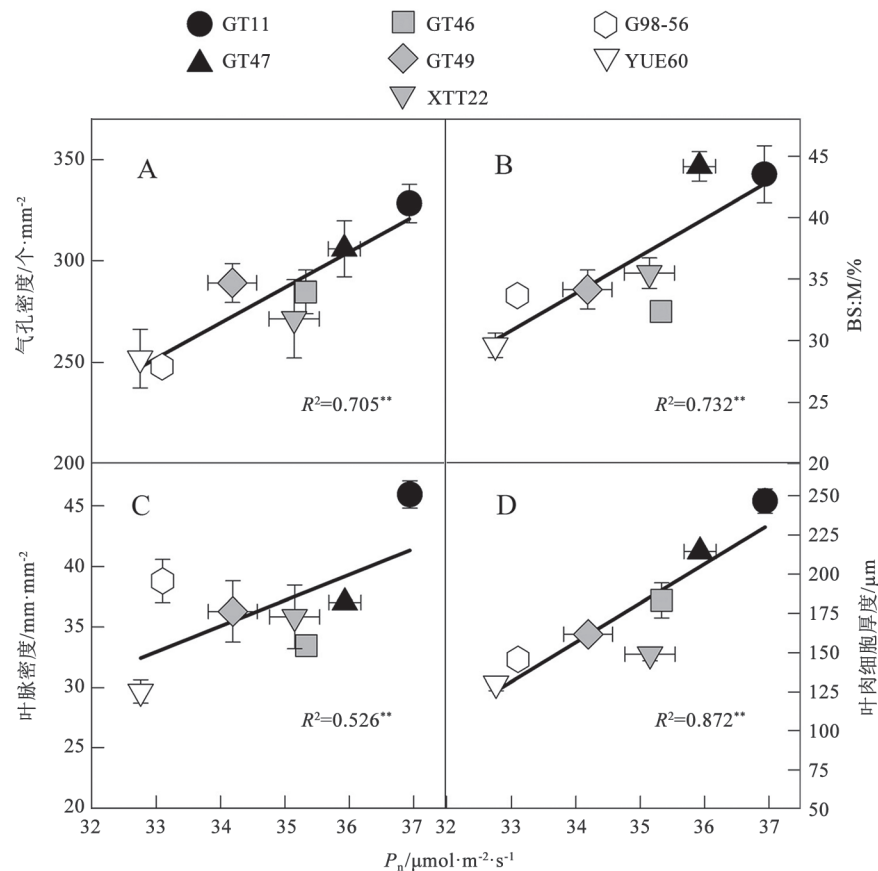
Table 2 Leaf traits of the seven sugarcane cultivars

品种	BS:M/%	泡状细胞比率/%	叶片厚度/ $\mu\text{m}$	上表皮厚度/ $\mu\text{m}$	下表皮厚度/ $\mu\text{m}$	总表皮厚度/ $\mu\text{m}$	叶肉细胞厚度/ $\mu\text{m}$
GT11	43.52±2.34 <sup>a</sup>	7.24±1.13 <sup>a</sup>	289.67±7.18 <sup>a</sup>	21.98±0.45 <sup>a</sup>	21.20±0.52 <sup>a</sup>	43.17±1.68 <sup>a</sup>	246.49±7.78 <sup>a</sup>
GT47	44.16±1.22 <sup>a</sup>	8.61±0.81 <sup>a</sup>	255.71±2.46 <sup>b</sup>	21.42±0.39 <sup>a</sup>	20.37±0.36 <sup>ab</sup>	41.24±1.56 <sup>ab</sup>	214.47±1.65 <sup>b</sup>
GT46	32.37±0.52 <sup>b</sup>	8.88±0.72 <sup>a</sup>	224.59±10.99 <sup>c</sup>	21.45±0.16 <sup>a</sup>	19.78±0.07 <sup>bc</sup>	41.23±0.36 <sup>ab</sup>	183.32±11.12 <sup>c</sup>
GT49	34.15±1.57 <sup>b</sup>	7.66±0.52 <sup>a</sup>	203.17±1.06 <sup>de</sup>	20.97±0.12 <sup>a</sup>	19.96±0.23 <sup>bc</sup>	41.44±0.52 <sup>ab</sup>	161.74±1.24 <sup>d</sup>
XTT22	35.48±1.23 <sup>b</sup>	9.08±1.12 <sup>a</sup>	188.15±3.47 <sup>de</sup>	20.29±0.56 <sup>a</sup>	19.27±0.31 <sup>bc</sup>	39.22±0.95 <sup>b</sup>	148.93±4.14 <sup>de</sup>
G98-56	33.67±0.47 <sup>b</sup>	8.40±0.49 <sup>a</sup>	184.50±3.95 <sup>de</sup>	20.24±0.42 <sup>a</sup>	18.55±0.37 <sup>c</sup>	38.79±0.55 <sup>b</sup>	145.71±4.13 <sup>de</sup>
YUE60	29.62±0.99 <sup>b</sup>	7.80±0.29 <sup>a</sup>	170.21±4.22 <sup>e</sup>	20.29±0.27 <sup>a</sup>	19.54±0.20 <sup>bc</sup>	39.87±0.68 <sup>b</sup>	130.34±4.54 <sup>e</sup>

甘蔗品种的叶片结构之间、结构与功能性状之间都存在密切关联。甘蔗叶片的气孔密度与叶脉密度、气孔长度呈极显著正相关(图1)。甘蔗的光合速率很高,高抗旱性的GT11的 $P_n$ 达到 $36.94 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,GT47的 $P_n$ 为 $35.93 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;中等抗旱性甘蔗品种的 $P_n$ 在 $34.19\sim 35.33 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间;低抗旱或不抗旱的G98-56和YUE60分别为 $33.1$ 和 $32.76 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;且 $P_n$ 与叶片的气孔密度、叶脉密

度、BS:M和叶肉细胞厚度都存在显著的正相关关系(图2)。同时,抗旱性较强的品种的WUE也明显高于抗旱性弱的品种,WUE与BS:M显著正相关(图3)。

$\pi_{\text{tp}}$ 的数据表明抗旱性越强的品种叶片越耐失水。三种抗旱程度的品种的 $\pi_{\text{tp}}$ 最低值分别为 $-1.625$ 、 $-1.549$ 和 $-1.197 \text{ MPa}$ 。甘蔗的叶片 $\pi_{\text{tp}}$ 与BS:M以及 $P_n$ 存在极显著负相关(图4),叶片耐失水的品种光合能力高。

图2  $P_n$ 与气孔密度(A)、BS:M (B)、叶脉密度(C)以及叶肉细胞厚度(D)的相关关系。Fig.2 Correlations of  $P_n$  with stomatal density (A), BS:M (B), vein density (C) and mesophyll thickness (D)\*: 对比指标间极显著相关( $P<0.05$ ), 图3同。

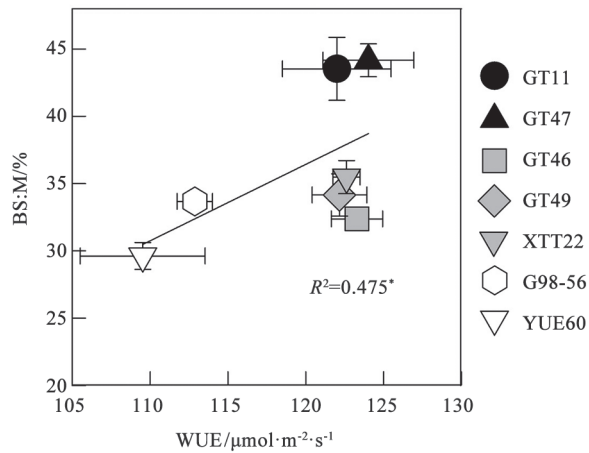


图3 WUE与BS:M的相关关系  
Fig.3 Correlations of WUE with BS:M

## 讨 论

本研究发现强抗旱性甘蔗品种的表皮厚度、叶肉细胞厚度、叶片厚度都较大(表1), 叶肉细胞厚度与 $P_n$ 呈正相关关系(图2-D)。叶片是植物进化过程中对环境变化比较敏感且可塑性较大的器官, 叶片性状反映植物对环境的适应策略。其解剖结构特征对植物的生理功能和在特定环境下的适应性有重要影响(Sanches和Válio 2008; Tomas等2013), 能够直接影响植物叶片的光合能力(Terashima等2011)。表皮可以起到减少水分向植物体外散失的作用, 叶片及其表皮较厚有利于叶片保持水分、防止水分丧失和提高WUE。本研究结果说明抗旱

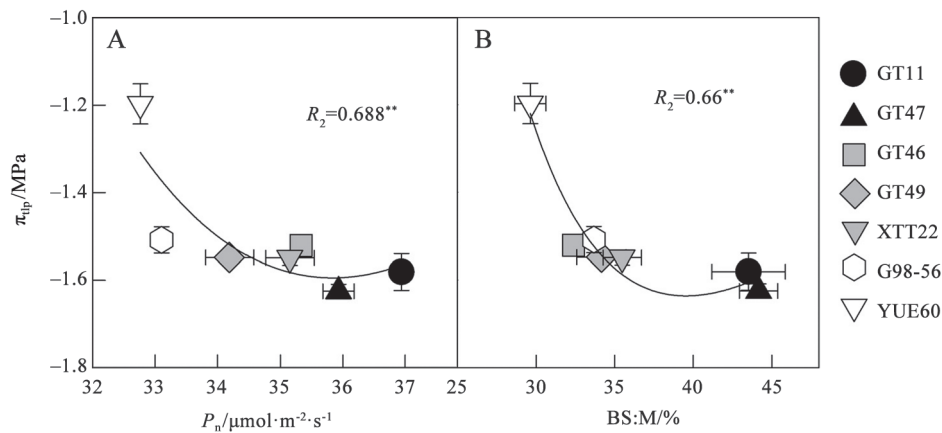


图4  $\pi_{tp}$ 与 $P_n$  (A)以及BS:M (B)的相关关系  
Fig.4 Correlations of  $\pi_{tp}$  with  $P_n$  (A) and BS:M (B)

性强的甘蔗品种比抗旱性弱的甘蔗品种的叶片更具有保水的能力, 能够为叶片进行光合作用提供足够的水分, 提高其WUE, 又能保持叶片细胞内的膨压, 使植株进行正常的生长发育。同时, 在甘蔗叶片的表皮细胞中存在泡状细胞(也称运动细胞), 在干旱胁迫下, 植物体内的水分缺失, 表皮里的泡状细胞快速失水使叶片卷曲, 从而抑制叶片水分过多的损失, 这是叶片应对干旱胁迫的策略之一。由于本实验中所有植株都生长在水分状态良好的条件下, 所以不同抗旱性甘蔗品种间的单位叶面积的泡状细胞面积没有显著差异(表2)。

抗旱性强的甘蔗品种具有显著高比率的BS:M。一般在亚热带生长的 $C_4$ 植物类型具有高BS:M, 在20%~30%之间,  $C_3$ 植物具有低BS:M, 在15%左右

(Griffiths等2013), 本实验所得的数据符合之前的测量结果。BS:M与 $P_n$ 、WUE正相关(图2和3), 与 $\pi_{tp}$ 呈极显著负相关(图4-B)。甘蔗是典型的高光合效率的 $C_4$ 作物, 特殊的“花环型”BS细胞中含有没有基粒的叶绿体, 叶绿体数多, 个体大, 高比例的BS:M不仅使水和养分更好地运输, 还有利于碳的固定, 使WUE与光合能力更强。而维持膨压的能力与植物的耐旱性相关, 叶片的BS:M越高, 膨压丧失点越低, 维持膨压能力就越强, 耐旱性也就越高。可能由于BS的外侧密接一层细胞外壁加厚、紧密排列的环状叶肉细胞, 提高了叶片的耐失水能力。叶脉由木质部细胞和韧皮部细胞(包括薄壁组织、一些厚壁组织以及周围叶片BS)细胞组成, 甘蔗叶片的BS:M越高, 叶脉密度也越高。一般双

子叶植物的叶脉密度范围为3.2~22.7 mm·mm<sup>-2</sup>,而基部被子植物的叶脉密度范围仅为2.95~6.48 mm·mm<sup>-2</sup> (Feild和Brodribb 2013; Zhao等2016; 曹敬婷等2016)。有报道C<sub>4</sub>植物的叶脉密度在20 mm·mm<sup>-2</sup>左右,但由于这方面的研究较少,还需进一步验证(McKown和Dengler 2009)。甘蔗叶脉的密度远远高于其他植物,为29.68~45.94 mm·mm<sup>-2</sup> (表1),而甘蔗的气孔密度并不高,说明在C<sub>4</sub>草本植物中,叶片中“花环”结构起CO<sub>2</sub>浓缩作用,叶片的光合作用受气孔开度的影响较小,并且高的叶脉密度说明叶片维管系统在叶肉细胞中分布广,水分从叶脉运输到叶肉、气孔的距离短,植物叶片水分供应良好,四碳双羧酸更快转移到BS细胞中,释放CO<sub>2</sub>,促进卡尔文循环,因而具有更高的光合速率(Brodribb等2007; Boyce等2009; Brodribb等2010)。

甘蔗叶片的气孔密度与叶脉密度呈显著正相关(图1),抗旱性较强的甘蔗品种有较高的气孔密度和叶脉密度,且随着气孔密度和叶脉密度的增大,甘蔗叶片的光合能力也随着增大。气孔密度增大有利于提高光合速率。前人报道C<sub>4</sub>草本植物的叶片气孔长24~32 μm,气孔密度223个·mm<sup>-2</sup>左右(Liu和Osborne 2015),与本研究测量结果一致。气孔小而密的植物往往光合能力更高,可以更快地响应外界的环境因子(Drake等2013),当植物面临干旱胁迫时,小气孔可以迅速关闭以防止水分进一步丧失;而大的气孔关闭缓慢,干旱胁迫时植物失水较多,易引起水力功能失调(Aasamaa等2001; Tanaka等2013)。叶脉与气孔共同作用于维持叶片的水分平衡,二者之间存在紧密的关联,这种关联及其进化在植物对外界环境的适应中具有重要意义(Brodribb和Jordan 2011; Zhang等2012),本研究与其他很多研究的结果是一致的,体现了甘蔗叶片水分供需的平衡。

甘蔗叶片的 $\pi_{tp}$ 与叶片 $P_n$ 呈极显著负相关(图4-A)。抗旱性高的甘蔗 $\pi_{tp}$ 更低,叶片具有较强的耐失水能力,能维持膨压,避免叶片组织受到失水伤害;当叶片面临水分胁迫时,维持正常的膨压对于气孔的打开很重要(Brodribb等2002), $\pi_{tp}$ 低,也避免了日间和干旱膨压丧失造成的气孔关闭所引起的光合气体交换受限,维持叶片正常的生理功能。一般C<sub>3</sub>植物耐旱性和光合能力之间具有权衡

关系(Taylor等2011),而本研究发现甘蔗的耐旱性与光合能力之间存在协调关系(图4-A)。可能由于C<sub>4</sub>植物叶片自身结构的特点,高的BS:M促进碳的固定,同时提高了叶片耐失水能力,因此,抗旱性高的甘蔗品种对应的光合能力也就越强。

综上所述,强抗旱性的甘蔗品种碳水代谢优势明显,高BS:M比率和高的叶脉密度,既有利于水分在植物体内的高效运输,也提高了CO<sub>2</sub>同化速率和WUE。同时,甘蔗抗旱性越强, $P_n$ 越高,证明了甘蔗耐旱强度与光合速率之间不存在冲突。甘蔗的水分利用关系的这些特点,为甘蔗的抗旱研究提供了新思路,为甘蔗的栽培和抗旱育种提供了理论参考,也从水分生理的角度解释了C<sub>4</sub>草本植物叶片具有高光合作用效率的原因。

#### 参考文献

- Aasamaa K, Söber A, Rahi M (2001). Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Aust J Plant Physiol*, 28: 765–774
- An DS, Cao J, Huang XH, Zhou J, Dou MA (2015). Application of Lake-model based indices from chlorophyll fluorescence on sugarcane seedling drought resistance study. *Chin J Plant Ecol*, 39 (4): 398–406 (in Chinese with English abstract) [安东升, 曹娟, 黄小华, 周娟, 窦美安(2015). 基于Lake模型的叶绿素荧光参数在甘蔗苗期抗旱性研究中的应用. *植物生态学报*, 39 (4): 398–406]
- Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun S, Cao K, Sack L (2012). Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods Ecol Evol*, 3: 880–888
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA (2009). Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proc Roy Soc*, 276: 1771–1776
- Boyce CK, Leslie AB (2012). The paleontological context of angiosperm vegetative evolution. *Int J Plant Sci*, 173 (6): 561–568
- Brodribb TJ, Feild TS (2010). Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecol Lett*, 13: 175–183
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiol*, 144: 1890–1898
- Brodribb TJ, Feild TS, Sack L (2010). Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct Plant Biol*, 37: 488–498
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Gutiérrez MV (2002). Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environ*, 25: 1435–1444
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees.

- New Phytol, 192: 437–448
- Cao JT, Zhu SD, Wen Y, Cao KF (2016). Eco-physiological traits of leaves from basal angiosperm *Machilus* species with localized and wide-spread distribution. *Plant Sci J*, 34 (5): 790–797 (in Chinese with English abstract) [曹敬婷, 朱师丹, 文印, 曹坤芳 (2016). 润楠属广布种和狭域种幼苗生理生态特征. *植物科学学报*, 34 (5): 790–797]
- Dang X, Gao Y, Yu Y, Wang J, Hu S, Yuan L, Wang S, Zhang X (2014). Effect of drought stress on anatomical structure of leave and physiological characteristics in three *Atriplex* L. Seedling. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 34 (5): 976–987 (in Chinese with English abstract) [党晓宏, 高永, 虞毅, 汪季, 胡生荣, 袁立敏, 王珊, 张惜伟 (2014). 3种滨藜属牧草苗期叶片解剖结构及生理特性对干旱的响应. *西北植物学报*, 34 (5): 976–987]
- Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013). Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *J Exp Bot*, 64 (2): 495–505
- Feild TS, Brodribb TJ (2013). Hydraulic tuning of vein cell microstructure in the evolution of angiosperm venation networks. *New Phytol*, 199: 720–726
- Gong H (2012). Influence of drought, salt, UV-B, ABA on the wheat and rice leaves cuticle (Master's thesis). Linfen: Shanxi Normal University (in Chinese with English abstract) [宫慧芳 (2012). 干旱、盐、UV-B、ABA对小麦、水稻叶片角质层的影响 (硕士学位论文). 临汾: 山西师范大学]
- Griffiths H, Weller G, Toy LFM, Dennis RJ (2013). You're so vein: bundle sheath physiology, phylogeny and evolution in C3 and C4 plants. *Plant Cell Environ*, 36: 249–261.
- Grime JP (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat*, 111 (982): 1169–1194.
- Huang WH, Sui Y, Yang XG, Dai SW, Li MS (2013). Characteristics and adaptation of seasonal drought in southern China under the background of climate change. III. Spatiotemporal characteristics of seasonal drought in southern China based on the percentage of precipitation anomalies. *Chin J App Ecol*, 24 (2): 397–406 (in Chinese with English abstract) [黄晚华, 隋月, 杨晓光, 代姝玮, 李茂松 (2013). 气候变化背景下中国南方地区季节性干旱特征与适应. III. 基于降水量距平百分率的南方地区季节性干旱时空特征. *应用生态学报*, 24 (2): 397–406]
- Liu H, Osborne CP (2015). Water relation traits of C<sub>4</sub> grasses depend on phylogenetic lineage, photosynthetic pathway, and habitat water availability. *J Exp Bot*, 66 (3): 761–773
- McKown AD, Dengler NG (2009). Shifts in leaf vein density through accelerated vein formation in C<sub>4</sub> *Flaveria* (Asteraceae). *Ann Bot*, 104: 1085–1098
- McKown AD, Dengler NG (2010). Vein patterning and evolution in C<sub>4</sub> plants. *Botany*, 88: 775–786
- Ogburn RM, Edwards EJ (2012). Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant Cell Environ*, 35: 1533–1542
- Osborne CP, Sack L (2012). Evolution of C<sub>4</sub> plants: a new hypothesis for an interaction of CO<sub>2</sub> and water relation mediated by plant hydraulics. *Phil Trans Roy Soc B*, 367: 583–600
- Pang J, Zhang F, Hao L, Yang Z, Zhao F (2013). Effect of drought stress on anatomical structure and photosynthesis of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. leaves in seedling. *Ecol Environ Sci*, 22 (4): 575–581 (in Chinese with English abstract) [庞杰, 张凤兰, 郝丽珍, 杨忠仁, 赵鹏 (2013). 沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应. *生态环境学报*, 22 (4): 575–581]
- Russo SE, Cannon WL, Elowsky C, Tan S, Davies SJ (2010). Variation in leaf stomatal traits of 28 tree species in relation to gas exchange along an edaphic gradient in a Bornean rain forest. *Am J Bot*, 97 (7): 1–12
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar NJ, Holbrook NM (2003). The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell Environ*, 26: 1343–1356
- Sanches MC, Válio IFM (2008). Photosynthetic response of two tropical liana species grown under different irradiances. *Photosynthetica*, 46 (4): 557–566
- Tanaka Y, Sugano SS, Shimada T, Hara-Nishimura I (2013). Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 198: 757–764
- Taylor SH, Ripley BS, Woodward FI, Osborne CP (2011). Drought limitation of photosynthesis differs between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grass species in a comparative experiment. *Plant Cell Environ*, 34: 65–75
- Terashima I, Hanba YT, Tholen D, Niinemets Ü (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiol*, 155: 108–116
- Tomás M, Flexas J, Copolovici L, Galmés J, Hallik L, Medrano H, Ribas-Carbó M, Tosens T, Vislap V, Niinemets Ü (2013). Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub> across species: quantitative limitation and scaling up by models. *J Exp Bot*, 64 (8): 2269–2281
- Zhang SB, Guan ZJ, Sun M, Zhang JJ, Cao KF, Hu H (2012). Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae. *PLoS ONE*, 7 (6): e40080
- Zhao WL, Chen JY, Brodribb TJ, Cao KF (2016). Weak co-ordination between vein and stomatal densities in 105 angiosperm tree species along altitudinal gradients in Southwest China. *Funct Plant Biol*, 43: 1126–1133

## The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars

QIN Xi<sup>1,2</sup>, ZHU Jun-Jie<sup>1,2</sup>, GUAN Xin-Yi<sup>1,2</sup>, YU Tian-Hui<sup>1,2</sup>, CAO Kun-Fang<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China;

<sup>2</sup>State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Nanning 530004, China

**Abstract:** Sugarcane (*Saccharum L.*) is an important sugar-production crop and a typical C<sub>4</sub> plant. Presently, an important task in agriculture in subtropical and tropical regions is to breed drought-tolerant sugarcane cultivars. In this paper, we investigated the coordination between water supply and carbon assimilation in sugarcane cultivars with different drought tolerance. Seven sugarcane cultivars were chosen and cultivated in barrels with sufficient water and nutrient supplies. We measured leaf anatomy and hydraulic structure, leaf turgor loss point, as an indicator of drought tolerance, and gas exchange properties from these cultivated plants. The results show that, (1) the leaf thickness, epidermis thickness and mesophyll thickness decreased gradually from high, medium to low drought-tolerant one. (2) Vein density was significantly higher in high drought-tolerant cultivars than in low-tolerant cultivars. Stomatal density and vein density were positively related to net photosynthetic rate. (3) The leaves of high drought tolerance cultivars had higher ratio of bundle sheath area to mesophyll area on cross section basis. This ratio was also correlated positively with net photosynthetic rate, water use efficiency and negatively with the leaf turgor loss point. (4) The capacity of leaf resistance to desiccation was positively related to net photosynthetic rate, which contradicts the conventional knowledge of the trade-off between plant productivity and stress resistance. In conclusion, the sugarcane cultivars with high drought tolerance have particular water and carbon assimilation advantages. The drought tolerance and photosynthetic capacity were coordinated in sugarcane cultivars. The findings of the present study would have important implications for the breeding of drought-tolerant sugarcane cultivars and provide new evidence to explain high photosynthetic efficiency in C<sub>4</sub> grasses.

**Key words:** sugarcane; drought resistance; leaf anatomy; photosynthetic characteristics; turgor loss point; water relation

---

Received 2017-02-20 Accepted 2017-03-17

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31460102), and Guangxi Natural Science Foundation (Grant No. 2015GXNSFAA139082).

\*Corresponding author (E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn).