

模拟干旱胁迫对黄瓜幼苗组织结构的影响

陈文妃¹, 杜长霞¹, 金佩颖¹, 何亚妮¹, 樊怀福^{1,2}

(1. 浙江农林大学 农业与食品科学学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室, 浙江 杭州 311300)

摘要: 为研究不同程度干旱胁迫对黄瓜 *Cucumis sativus* 幼苗营养器官中组织和细胞结构的影响, 以‘津优1号’‘Jinyou No.1’黄瓜幼苗为试材, 分别在营养液中添加质量分数为5%和10%的聚乙二醇(PEG-6000), 模拟干旱胁迫条件。结果表明: 随着干旱胁迫程度的增加, 黄瓜幼苗组织结构变化程度逐渐加剧。在质量分数为5%的PEG-6000处理下, 幼苗组织出现根皮层薄壁细胞减少、茎木质部导管萎缩、叶片栅栏组织排列更紧密等特征; 而在质量分数为10%的PEG-6000处理下, 黄瓜幼苗组织和细胞已发生严重变形、萎缩、排列紊乱、表皮破裂。试验结果表明: 黄瓜通过一定程度的组织结构变化适应轻度干旱胁迫, 而在重度干旱胁迫下组织结构受到了严重破坏, 最终导致器官、组织或细胞功能的丧失。图3参21

关键词: 园艺学; 黄瓜; 干旱胁迫; 组织学; 特征

中图分类号: S642.2 **文章标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2017)06-1149-06

Histological structure of cucumber seedlings with drought stress

CHEN Wenfei¹, DU Changxia¹, JIN Peiying¹, HE Yani¹, FAN Huaifu^{1,2}

(1. School of Agriculture and Food Science, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. The Key Laboratory for Quality Improvement of Agricultural Products of Zhejiang Province, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: To determine the effect of drought stress on cucumber histological structure, the *Cucumis sativus* ‘Jinyou No.1’ seedlings were cultured in a nutrient solution under drought stress simulated by 5% and 10% PEG-6000. Results showed that the degree of deformation in the structure of cucumber seedlings gradually intensified with an increase in the degree of drought stress and differed compared to normal seedling growth. The 5% PEG-6000 treatment decreased the number of root cortex parenchyma cells, stem xylem conduit atrophy, and more closely arranged the leaf palisade tissue. With the 10% PEG-6000 treatment, cucumber seedlings showed serious deformation, shrinkage, disordered arrangement, and broken skin in the tissues and cells. To a certain extent cucumbers could adapt to mild drought stress through a change in histological structure; however, with severe drought stress the organizational structure suffered damage ultimately resulting in a loss in function of organs, tissues, or cells. This study provided a reference for screening drought-tolerant varieties and for drought cultivation of cucumber. [Ch, 3 fig. 21 ref.]

Key words: horticulture; cucumber; drought stress; histology; characteristics

干旱是对农作物生长影响最大的非生物胁迫因子之一。在中国, 干旱半干旱区占国土面积的50%, 无灌溉条件的旱地占耕地总面积的52%^[1], 由于干旱造成的农作物产量损失几乎等同于其他所有环境因

收稿日期: 2016-12-19; 修回日期: 2017-02-28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31201658; 31101539); 浙江省自然科学基金资助项目(LY15C150006; Y3110308); 浙江农林大学科研发展基金人才启动项目(2011FR018)

作者简介: 陈文妃, 从事园艺植物生理生化研究。E-mail: 1443220381@qq.com。通信作者: 樊怀福, 副教授, 博士, 从事园艺植物生理生化等研究。E-mail: fanhf@zafu.edu.cn

子所造成损失的总和^[2]。近几十年,干旱胁迫现象急剧增加^[3],提高作物的耐旱性或抗旱性成为备受关注的焦点。大量研究表明,植物的显微结构在干旱胁迫下发生明显变化,如叶表皮细胞变小,细胞壁加厚,叶肉栅栏组织增加,海绵组织相对减少,细胞间隙减小等,以此适应水分短缺环境^[4-5]。张禄等^[6]发现,干旱胁迫下豇豆 *Vigna unguiculata* 幼苗的心叶和成熟叶的显微结构都呈现出栅栏组织细胞失水、变形,排列紊乱,根的中柱细胞收缩、变形,皮层薄壁细胞萎缩、干瘪等现象。王顺才等^[7]报道了干旱胁迫下3种苹果属 *Malus* 植物叶片厚度、栅栏组织厚度及叶肉组织结构紧密度都显著减少,而海绵组织厚度与叶肉组织结构疏松度均显著增加。吴建慧等^[8]研究干旱胁迫对绢毛委陵菜 *Potentilla sericea* 的影响时发现,随着干旱胁迫程度加剧,叶片栅栏组织和海绵组织均变薄,栅栏组织与海绵组织的比值大于未受干旱胁迫的对照植物。黄瓜 *Cucumis sativus* 是世界性的重要蔬菜作物,在中国蔬菜产业中占有重要地位,深受人们喜爱;黄瓜对水分变化敏感,干旱严重影响其生长、产量和品质。本研究通过在营养液中添加聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱胁迫,研究了不同程度干旱胁迫对黄瓜组织细胞结构的影响,以期对黄瓜耐旱品种筛选和抗旱栽培提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材料与处理

供试材料为黄瓜品种‘津优1号’‘Jinyou No.1’。试验在人工气候室内进行。将供试种子浸泡于55~60℃水中,不断搅拌15 min;常温下浸种4~6 h,转移至28℃恒温箱黑暗催芽;露白后选取整齐一致的黄瓜种子播于装有基质的塑料穴盘中,昼夜温度设置为(24±1)℃。待幼苗长至2叶1心时,选择整齐一致的幼苗水培。水培容器为专用水培箱,12株·箱⁻¹。采用Hogland营养液,电导率为2.2~2.5 mS·cm⁻¹,pH 6.8~7.0,用气泵间歇性通气40 min·h⁻¹,培养至幼苗第3片真叶完全展开。共设3个处理,正常营养液栽培(对照,ck),质量分数为5% PEG-6000的营养液栽培(轻度干旱胁迫,T₅),质量分数为10% PEG-6000的营养液栽培(重度干旱胁迫,T₁₀);12株·处理⁻¹,3次重复。处理36 h后取样用于显微结构观察。

1.2 试验方法

石蜡切片制样参考常规石蜡切片法^[9-10]。选取不同处理下生长健壮、完好无损的幼苗,用干净的刀片分别切取根尖(1.0~1.5 cm),茎(1.0 cm),叶片(0.5 cm×0.5 cm),标准固定液(FAA)固定,按常规石蜡包埋制片,OLYMPUS-BX61显微镜观察拍照。

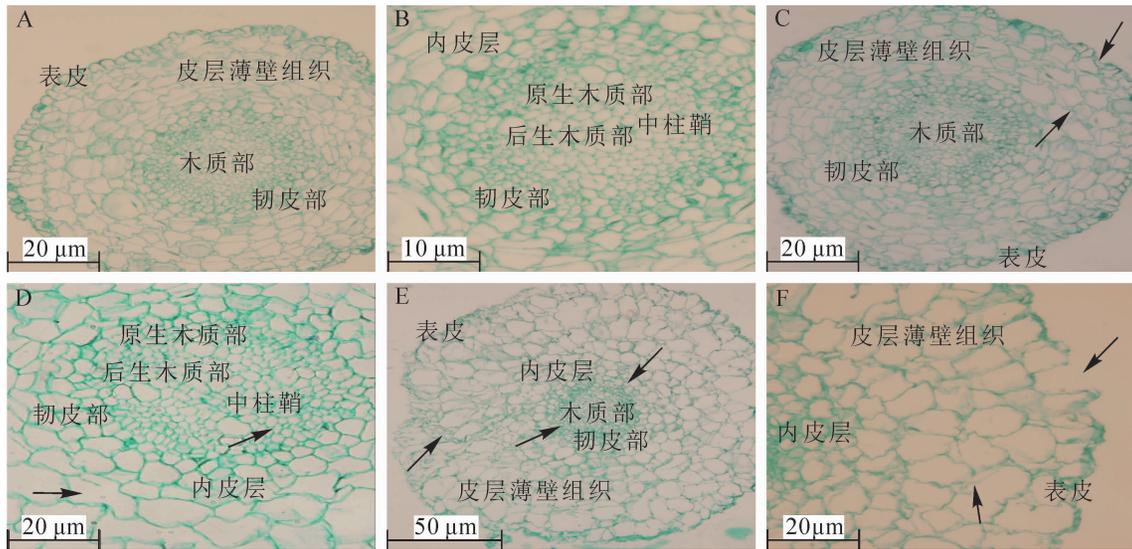
2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对黄瓜根尖显微结构的影响

由图1A可知:正常生长黄瓜根尖的显微结构整体近圆形,表皮组织有裂隙,皮层薄壁细胞近长方形,排列周密;木质部较韧皮部发达,导管近圆形;内皮层到髓心的距离与内皮层到表皮的距离相近;观察位于根中间部位的初生维管组织,可看到初生木质部和初生韧皮部,原生木质部在外,后生木质部在内(图1B)。经轻度干旱处理后,根尖整体形态发生变化,根外表皮向内凹陷,整体凹凸不平;皮层薄壁细胞扭曲变形,相互挤压,内皮层到髓心的距离缩短(图1C),但黄瓜根尖木质部的组织结构仍完整(图1D)。与轻度干旱胁迫相比,重度干旱胁迫下木质部严重萎缩变形,内皮层凹陷,与髓心相互挤压,皮层薄壁组织变形程度加深(图1E),皮层薄壁细胞严重挤压变形,表皮与皮层薄壁细胞均发生破裂(图1F)。

2.2 干旱胁迫对黄瓜茎显微结构的影响

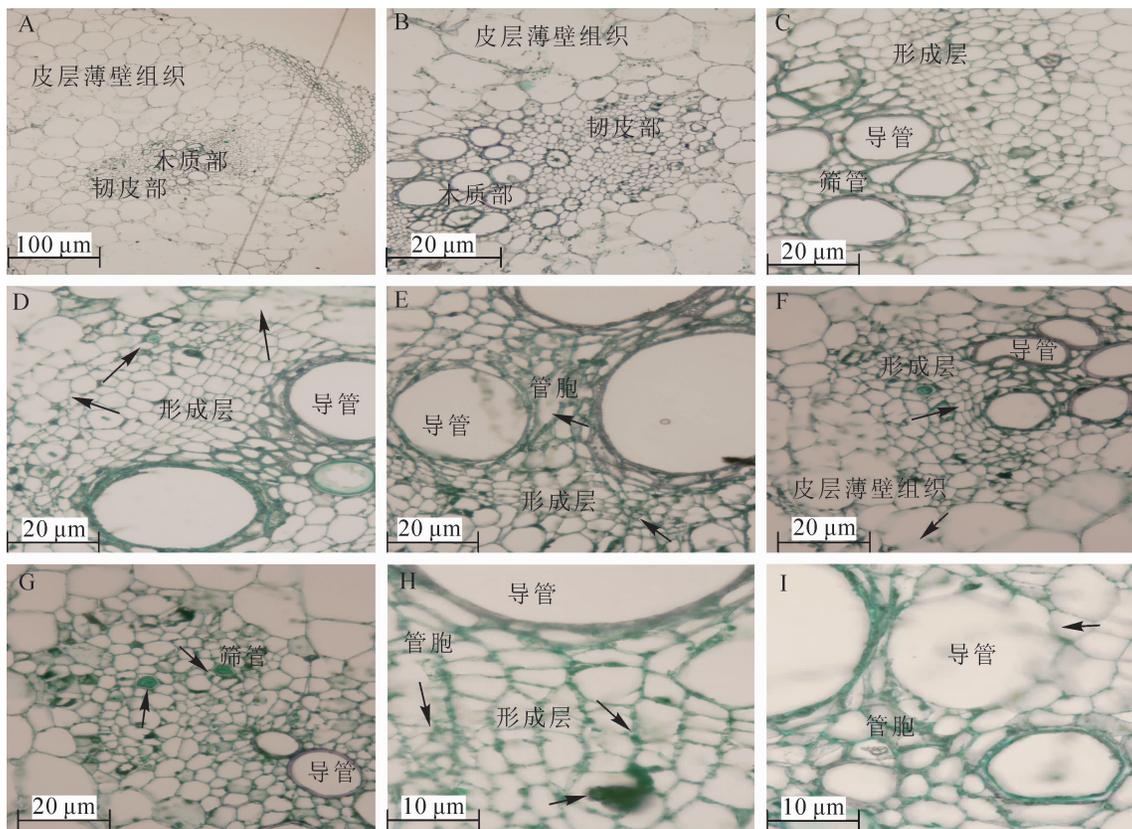
如图2A所示:正常生长黄瓜幼苗茎横切面的表皮细胞排列有序,细胞近方形或卵圆形;薄壁细胞缝隙明显,排列疏松,细胞近圆球形;维管组织木质部有明显导管,韧皮部细胞小且排列紧密,韧皮部导管近椭圆形,导管木质部次生加厚,易木质化(图2B);茎的形成层将木质部和韧皮部分隔,且细胞排列紧密,韧皮部中的筛管和伴胞排列紧密,后生韧皮部发育完整(图2C)。轻度干旱胁迫下,形成层细胞变形,两端长短不一(图2D);韧皮部导管变形,但木质部的筛管细胞变化不明显(图2E,图2F)。重度干旱胁迫下,筛管严重变形,固绿渗入细胞,伴胞严重挤压(图2G);形成层细胞结构受到破坏,



A, B. 对照; C, D. T₃; E, F. T₁₀; 箭头指示处理后发生变化的区域

图 1 干旱胁迫对黄瓜根尖显微结构的影响

Figure 1 The influence of drought stress on cucumber root tip microstructure



A, B, C. 对照; D, E, F. T₃; G, H, I. T₁₀; 箭头指示处理后发生变化的区域

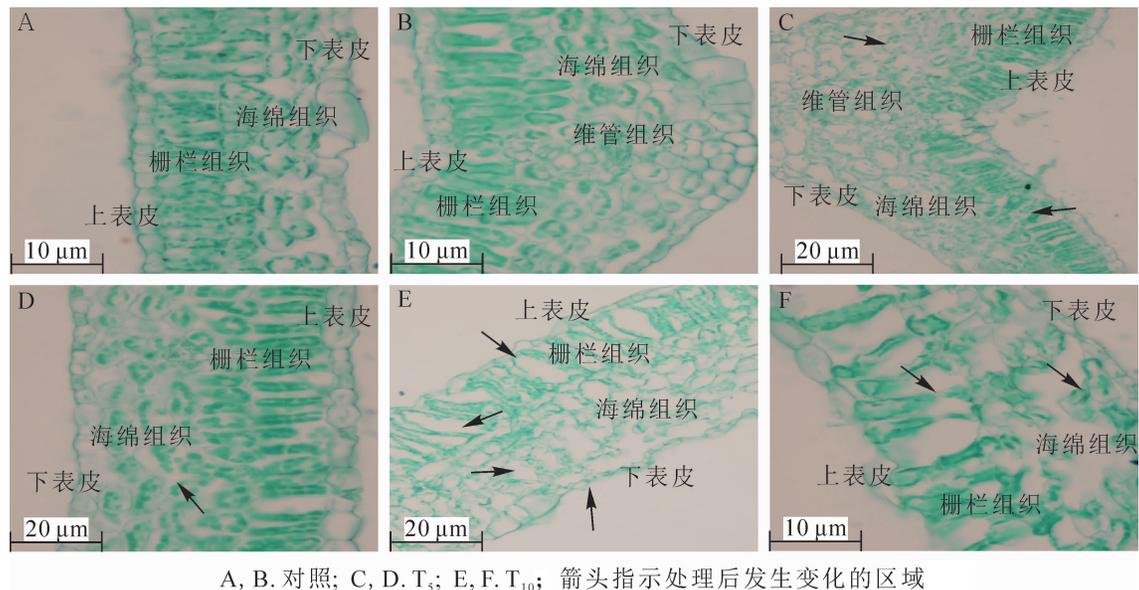
图 2 干旱胁迫对黄瓜茎显微结构

Figure 2 Influence of drought stress on cucumber stem microstructure

导管模糊不清，排列紊乱(图 2H)；细胞膜破裂，管胞和皮层薄壁细胞在不同浓度处理下均发生变形(图 2I)，但不同处理后的变形程度难以区分(图 2E，图 2I)。

2.3 干旱胁迫对黄瓜叶片显微结构的影响

正常生长黄瓜幼苗叶片栅栏组织和海绵组织完整，细胞排列有序(图 3A)；除个别导管外，其余叶片侧脉中的维管组织结构层次分明，栅栏组织细胞排列有序且紧密；海绵组织结构层次清晰，细胞排列疏松，缝隙明显；维管组织存在若干不发达的维管束，木质部近近轴面，韧皮部近远轴面(图 3B)。与



A, B. 对照; C, D. T₃; E, F. T₁₀; 箭头指示处理后发生变化的区域

图3 干旱胁迫对黄瓜叶片显微结构的影响

Figure 3 Influence of drought stress on cucumber leaf microstructure

对照相比,轻度干旱胁迫下,海绵组织细胞间隙扩大(图3C);栅栏组织密度增大,细胞变短,层数增加,但细胞排列有序(图3D)。重度干旱胁迫下,栅栏组织细胞失水、变形、排列紊乱,表皮细胞变形,甚至干瘪(图3E),海绵组织结构模糊不清,细胞间隙扩大(图3F)。

3 讨论

干旱胁迫对植物的影响是多层次的,不仅影响植物外部形态,也影响其内部组织结构和细胞。植物遭遇干旱胁迫时,根系受到的影响比茎和叶更显著,做出的响应也较茎和叶早,对干旱胁迫的耐受性依次分别为根>茎>叶^[11]。康利平^[12]报道了豇豆幼苗根的结构在不同干旱条件不同处理时间内有明显差异,对干旱胁迫下的豇豆幼苗而言,根作出结构变化的响应比叶片早,且干旱对根的生长抑制程度也大于叶片,推测这可能与植物的根是最先感受水分胁迫的器官有关^[6]。本试验发现:黄瓜受到干旱胁迫后根外表皮萎缩变形,维管组织萎缩变形,内皮层占比缩小。为缓解轻度干旱胁迫,根器官在组织层面发生响应,皮层薄壁组织缩短,中柱输导组织增多,以此缩短水分运输距离;重度干旱时,表皮及皮层薄壁组织细胞萎缩干瘪,直至失去活力,与前人的研究结果相似^[13]。

茎是联系植物根和叶的营养器官,具有运输水分、无机盐和有机物以及支持和储藏营养物质的作用。一般来说,旱生植物茎的皮层和中柱比率较大,皮层较宽,维管束较紧密;对有些沙生植物而言,茎中还可发育出储水的薄壁组织。丁菲等^[14]发现:构树 *Broussonetia papyrifera* 为适应干旱环境表现为表皮细胞排列紧密,密被表皮毛、腺毛和一些乳状突起,以此来减少蒸腾失水;中柱髓占比较大,保证良好的输水保水功能;茎木质部发达,导管密度和导管孔径较大,输导水分效率高。于海秋等^[15]发现:干旱胁迫处理7 d后,玉米 *Zea mays* 茎大部分组织细胞断裂解体,薄壁组织排列无序;维管束数量减少,木质部导管结构被破坏。本研究表明:随着干旱胁迫程度增加,黄瓜茎部导管、筛管、形成层、薄壁组织细胞均发生破裂,这和其他植物的茎在干旱胁迫下的反应机制相似;但输导组织在干旱环境下数量变化的规律无法推断,这可能与系统的复杂性有关。相对于根而言,茎对水分胁迫的应答并不突出,只出现细胞破坏的现象,并未发生组织结构适应干旱胁迫应有的变化。

多数实验证实,干旱胁迫时植物通过叶片加厚、表皮细胞变小、叶肉栅栏组织增加和海绵组织相对减少等变化来适应水分短缺,但不同植物的适应机制不同^[16-18];干旱胁迫带来植物根系获水减少会引起叶面积减少,叶片变薄,含水量下降,气孔关闭,以此减少体内水分的散失^[19]。刘忠静等^[16]发现:干旱胁迫下叶片产生过量的活性氧,损伤叶片超微结构,导致栅栏组织和海绵组织排列疏松;干旱胁迫程度越大,栅栏组织厚度越小,可能是栅栏组织细胞为减小因干旱导致细胞收缩而产生的机械损伤而做出的响应^[20];因此陈丽等^[21]认为葡萄 *Vitis vinifera* 叶片上表皮细胞的大小可作为鉴定抗旱性的标志之一,叶

片组织结构与其抗旱性存在显著相关性。本试验发现: 轻度干旱胁迫下黄瓜叶片栅栏组织排列较对照紧密有序, 这可能是黄瓜叶片对干旱胁迫在结构上的适应; 重度胁迫后叶片呈现出栅栏组织细胞变形、失水、排列紊乱的现象, 海绵组织细胞和表皮细胞缝隙增大, 这可能与干旱使细胞失水, 膨压降低有关。

不同干旱胁迫对黄瓜根茎叶的显微结构均造成了一定的影响。重度干旱胁迫导致黄瓜幼苗组织细胞变形, 受到严重损害, 进而失去功能。在轻度干旱胁迫下, 黄瓜幼苗能够在一定限度内通过结构的改变来适应干旱胁迫, 但由结构改变所引起的代谢上的变化目前尚不清楚, 有待进一步研究。

4 参考文献

- [1] 崔艳桃. 干旱胁迫对 4 种委陵菜属植物结构和生理的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
CUI Yantao. *The Effects of Drought Stress on Structure and Physiology of Four Potentilla Plants* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013.
- [2] 谢小玉, 张兵, 张霞, 等. 干旱胁迫下油菜消减文库的构建及分析[J]. 作物学报, 2013, **39**(4): 744 – 752.
XIE Xiaoyu, ZHANG Bing, ZHANG Xia, *et al.* Construction and analysis of SSH library in rapeseed (*Brassica napus* L.) under drought stress [J]. *Acta Agrono Sin*, 2013, **39**(4): 744 – 752.
- [3] DIANAT M, SAHARKHIZ M J, TAVASSOLIAN I. Salicylic acid mitigates drought stress in *Lippia citriodora* L.: effects on biochemical traits and essential oil yield [J]. *Biocata Agric Biotechnol*, 2016, **8**(10): 286 – 293.
- [4] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学(I)叶片解剖特征的比较[J]. 植物生态学报, 2001, **25**(1): 90 – 98.
CAI Yongli, SONG Yongchang. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China (I) leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, **25**(1): 90 – 98.
- [5] 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, **22**(增刊): 118 – 127.
LI Fanglan, BAO Weikai. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chin Bull Bot*, 2005, **22**(suppl): 118 – 127.
- [6] 张禄, 康利平. 干旱胁迫对豇豆幼苗叶片及根显微结构的影响[J]. 中国蔬菜, 2012(10): 66 – 74.
ZHANG Lu, KANG Liping. Effect of drought stress on micro-structure of cowpea seedling's leaves and roots [J]. *China Veget*, 2012(10): 66 – 74.
- [7] 王顺才, 邹养军, 马锋旺. 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[J]. 干旱地区农业研究, 2014, **32**(3): 15 – 23.
WANG Shunca, ZOU Yangjun, MA Fengwang. Influence of drought stress on leaf anatomical structure and micro morphology traits and chloroplast ultrastructure of three *Malus* species [J]. *Agric Res Arid Area*, 2014, **32**(3): 15 – 23.
- [8] 吴建慧, 郭瑶, 赵倩竹, 等. 干旱胁迫对绢毛委陵菜叶片解剖结构和生理指标的影响[J]. 草业科学, 2012, **29**(8): 1229 – 1234.
WU Jianhui, GUO Yao, ZHAO Qianzhu, *et al.* Effects of drought stress on anatomical structures and physiological indexes of *Potentilla sericea* leaves [J]. *Pratacult Sci*, 2012, **29**(8): 1229 – 1234.
- [9] 何燕红, 艾叶, 吴颖, 等. 孔雀草花芽分化和花药发育[J]. 华中农业大学学报, 2013, **32**(2): 18 – 24.
HE Yanhong, AI Ye, WU Ying, *et al.* Flower bud differentiation and anther development of *Tagetes patula* L. [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 2013, **32**(2): 18 – 24.
- [10] 李和平. 植物显微技术[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2009.
- [11] 朱慧森, 张垚, 董宽虎, 等. 干旱胁迫下偏关苜蓿显微结构响应特征研究[J]. 草地学报, 2015, **23**(4): 771 – 779.
ZHU Huisen, ZHANG Yao, DONG Kuanhu, *et al.* Effect of drought stress on microstructural characteristic changes of *Medicago sativa* 'Pianguan' [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2015, **23**(4): 771 – 779.
- [12] 康利平. 干旱胁迫对豇豆幼苗生理生化及其显微结构的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2004.
KANG Liping. *Effect of Drought Stress on Physiological-biochemistry and Microstructure in Vigna sinensis Endl* [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2004.
- [13] 杨春雪, 卓丽环, 柳参奎. 植物显微及超微结构变化与其抗逆性关系的研究进展[J]. 分子植物育种, 2008, **6**

(2): 341 – 346.

YANG Chunxue, ZHUO Lihuan, LIU Shenkui. Research progress on the relationship between plant microstructure and ultrastructure changes and its tolerance [J]. *Mol Plant Breed*, 2008, **6**(2): 341 – 346.

- [14] 丁菲, 杨帆, 李德龙, 等. 构树解剖结构特征与抗旱性研究[J]. 安徽农业科学, 2010, **38**(36): 49 – 52.
DING Fei, YANG Fan, LI Delong, *et al.* Studies on the anatomical structure characteristics and drought resistance of *Broussonetia papyrifera* [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2010, **38**(36): 20949 – 20952.
- [15] 于海秋, 王晓磊, 蒋春姬, 等. 土壤干旱下玉米幼苗解剖结构的伤害进程[J]. 干旱地区农业研究, 2008, **26**(5): 143 – 147.
YU Haiqiu, WANG Xiaolei, JIANG Chunji, *et al.* Injured process on anatomical structure of maize seedling under soil drought [J]. *Agric Res Arid Area*, 2008, **26**(5): 143 – 147.
- [16] 刘忠静, 郭延奎, 林少航, 等. 外源过氧化氢对干旱胁迫下温室黄瓜叶绿体超微结构和抗氧化酶的影响[J]. 园艺学报, **36**(8): 1140 – 1146.
LIU Zhongjing, GUO Yankui, LIN Shaohang, *et al.* Effects of exogenous hydrogen peroxide on ultrastructure of chloroplasts and activities of antioxidant enzymes in greenhouse-ecotype cucumber under drought stress [J]. *Acta Horti Sin*, 2009, **36**(8): 1140 – 1146.
- [17] 刘洋. 6种园林草本花卉的抑菌性与抗旱性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
LIU Yang. *The Research of Antibacterial Activity and Drought Resistance from Six Landscape Herbaceous Plants* [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2009.
- [18] 陈健辉, 李荣华, 郭培国, 等. 干旱胁迫对不同耐旱性大麦品种叶片超微结构的影响[J]. 植物学报, 2011, **46**(1): 28 – 36.
CHEN Jianhui, LI Ronghua, GUO Peiguo, *et al.* Impact of drought stress on the ultrastructure of leaf cells in three barley genotypes differing in level of drought tolerance [J]. *Chin Bull Bot*, 2011, **46**(1): 28 – 36.
- [19] 刘球, 吴际友, 李志辉. 干旱胁迫对植物叶片解剖结构影响研究进展[J]. 湖南林业科技, 2015, **42**(3): 101 – 104.
LIU Qiu, WU Jiyou, LI Zhihui. Research progress of leaf anatomical structure of plants under drought stress [J]. *J Hunan For Sci Technol*, 2015, **42**(3): 101 – 104.
- [20] 高蕾, 刘丽君, 董守坤, 等. 干旱胁迫对大豆幼苗叶片生理生化特性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, **48**(8): 1 – 4.
GAO Lei, LIU Lijun, DONG Shoukun, *et al.* Effect of drought stress on physiological and biochemical characteristics in leaves of soybean seedling [J]. *J Northeast Agric Univ*, 2009, **48**(8): 1 – 4.
- [21] 陈丽, 艾军, 王振兴, 等. 干旱胁迫对葡萄生理特性及显微结构影响的研究进展[J]. 北方园艺, 2011(6): 205 – 209.
CHEN Li, AI Jun, WANG Zhenxing, *et al.* Research progress on effect of drought stress on the physiological property and microstructure in grapevine [J]. *Northern Horti*, 2011(6): 205 – 209.