

赵 慧,王文虎,文 彬,等 干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨苗木生理特性及相关响应基因表达模式分析[J]. 江苏农业科学,2026,54(8):170-178. doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.08.019

干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨苗木生理特性 及相关响应基因表达模式分析

赵 慧¹,王文虎¹,文 彬¹,马启航¹,何 辉³,党玉丽²

(1. 河南农业大学林学院,河南郑州 450046; 2. 河南农业大学理学院,河南郑州 450003; 3. 信阳农林学院林学院,河南信阳 464000)

摘要:为探究不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗的适应性,以不同浓度 PEG-6000 处理 2 种杨树幼苗,测定其生长与生理指标以及相关响应基因表达情况。结果表明,轻度、中度干旱胁迫下小黑杨幼苗株高增长率更大,而重度干旱下情况相反。相同程度干旱胁迫下,2 种杨树幼苗的叶绿素含量、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均持续下降,且小黑杨降幅更大;2 种杨树幼苗的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性均先升后降,且 84K 杨峰值更高;2 种杨树幼苗的丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量持续上升,且胁迫 20 d 后小黑杨 MDA、Pro 含量更高。84K 杨幼苗的耐旱隶属函数值(0.477)略高于小黑杨(0.445)。2 种杨树幼苗 *PIP1-2*、*MYB4*、*ERF15*、*DREB1* 基因表达变化模式基本一致,但部分基因在小黑杨中的干旱应答速度滞后于 84K 杨。综上,相同程度干旱胁迫条件下,2 种杨树幼苗干旱响应机制基本一致,但 84K 杨幼苗的光合作用能力、抗氧化酶调节能力强于小黑杨,说明前者对干旱的适应阈值更广,更适合在我国西北等干旱半干旱地区栽植。

关键词:干旱胁迫;84K 杨;小黑杨;生理特性;响应基因

中图分类号:S792.110.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)08-0170-09

我国干旱与半干旱地区面积占国土总面积三分之一以上,且主要集中在北方地区。干旱是植物面临的主要环境胁迫之一,对植物形态以及生长、发育等生命进程影响显著^[1]。为适应干旱,植物在

长期进化过程中形成了一套复杂的适应机制^[2-5]。

在生理层面,干旱胁迫会导致植物叶绿素含量下降,净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)等光合气体交换参数也随之发生变化^[6-8]。干旱胁迫下植物细胞内活性氧(ROS)增多,引起生物膜脂过氧化,并产生丙二醛(MDA)加剧膜损伤,进而影响细胞生物学功能。为了清除体内多余 ROS,植物会启动过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)等抗氧化酶促清除系统^[9-10]。同时,植物还会通过积累脯氨酸(Pro)等物质来降低细胞渗透势,进而保持细胞吸水保水

收稿日期:2025-07-03

基金项目:国家自然科学基金(编号:32101547);河南省科技攻关项目(编号:252102110327)。

作者简介:赵 慧(1990—),女,河南平舆人,博士,讲师,硕士生导师,主要从事林木抗逆育种研究。E-mail:zhao_hui_zh@163.com。

通信作者:党玉丽,硕士,高级实验师,主要从事植物生理学研究。E-mail:dangyuli2020@163.com。

[32] Wei H, Movahedi A, Xu S Z, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of fatty acid desaturase gene family in poplar [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23 (19):11109.

[33] You Z, Guo S Y, Li Q, et al. The CBL1/9-CIPK1 calcium sensor negatively regulates drought stress by phosphorylating the PYLs ABA receptor [J]. Nature Communications, 2023, 14:5886.

[34] 姜慧敏,郑 玺,王平平,等. 水氮耦合对陕南烤烟渗透调节物质及抗逆生理特性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2024, 50(2):30-35.

[35] O'Brien J A, Benková E. Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4:451.

[36] Xing Y H, Zhang P L, Zhang W M, et al. Continuous cropping of

potato changed the metabolic pathway of root exudates to drive rhizosphere microflora [J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 14:1318586.

[37] Liu D L, Xu L Q, Wang H, et al. Root exudates promoted microbial diversity in the sugar beet rhizosphere for organic nitrogen mineralization [J]. Agriculture, 2024, 14(7):1094.

[38] Ma S Q, Chen Q R, Zheng Y F, et al. A tale for two roles: Root-secreted methyl ferulate inhibits *P. nicotianae* and enriches the rhizosphere *Bacillus* against black shank disease in tobacco [J]. Microbiome, 2025, 13(1):33.

[39] 敖金成,秦树刚,邱学礼,等. 烟草根腐病不同抗性品种根际土壤真菌群落结构及功能对连作的响应[J]. 土壤, 2025, 57(1):107-113.

能力^[11-12]。

在基因表达层面,植物进化出了干旱响应转录因子(TF),这些 TF 会直接或通过调控其下游靶基因的表达来帮助植物适应干旱^[13-14]。过往研究发现,在刺槐(*Robinia pseudoacacia*)中过表达外源 *DREB2A* 基因能提高转基因植株的耐旱性;番茄(*Solanum lycopersicum*) NAC 可通过控制其下游 *DREB* 基因的表达来增强植株耐旱性;过表达杨树水通道蛋白基因(*PIP1*;3)能提高植株耐旱性;杨树 *PtoERF15* 通过调控 *PtoMYC2b* 的表达参与茉莉酸信号传导途径,进而增强植株耐旱性;此外,MYB 类 TF 也是植物干旱胁迫应答机制中的重要节点^[15-19]。

84K 杨(*Populus alba* × *P. glandulosa*)与小黑杨(*P. simonii* × *P. nigra*)是通过杂交育种获得的杨树品种,两者均具有一定的耐旱性,且其雄性无性系在春季无飞絮困扰,均是我国北方干旱、半干旱地区理想的生态绿化树种^[20-22]。本研究以 84K 杨和小黑杨无性系幼苗为植物材料,以不同浓度聚乙二醇-6000(PEG-6000)溶液模拟不同程度干旱胁迫处理,通过测定生长指标与光合气体交换参数、抗氧化酶活性、MDA 含量、Pro 含量等生理指标的动态变化以及杨树 *PIP1-2*、*MYB4*、*ERF15*、*DREB1* 等基因的表达量时序变化,分析不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗的生理响应和基因表达响应情况,综合比较 2 种杨树的耐旱性,所得结果将为我国北方不同程度干旱地区绿化树种的选择与合理配置提供参考依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

2024 年 5 月初,将来自东北林业大学林木遗传育种国家重点实验室的 84K 杨与小黑杨雄性无性系组培生根苗开盖驯化后移栽至塑料花盆中,花盆土壤基质体积比为营养土:珍珠岩:蛭石=3:1:1。将盆栽苗置于温室培养,培养条件为:相对湿度 50%~65%,温度(25±3)℃,光照度 5 000 lx,光一暗周期为 16 h—8 h。

1.2 干旱胁迫处理

选择长势一致、健壮无病虫害的苗木进行 PEG-6000 模拟干旱胁迫处理^[23]。设置 3 个试验组,分别为 LD 组(轻度干旱,10% PEG-6000)、MD 组(中度干旱,20% PEG-6000)和 SD 组(重度干旱,30% PEG-6000),以正常清水浇灌处理作为对照(CK)

组,每组处理 30 株苗木。

1.3 生长指标与叶片水分生理参数测定

干旱胁迫处理 20 d 内,用直尺分别测定各组苗木的株高,同时记录每株苗木的叶片数量。分别在胁迫处理 3、6、9、12、20 d 后用万分之一天平测定叶片鲜重(M_F)、叶片干重(M_D),烘干步骤参考 Zhao 等的方法^[24]以及去离子水浸泡 24 h 后的叶片饱和重量(M_T),根据下列公式计算叶片相对含水量(R_{WC})和叶片水分饱和和亏(W_{SD}):

$$R_{WC} = \frac{M_F - M_D}{M_T - M_D} \times 100\% ;$$

$$W_{SD} = \frac{M_T - M_F}{M_T - M_D} \times 100\% 。$$

1.4 生理生化指标测定

1.4.1 叶绿素含量与光合气体交换参数测定 利用分光光度法(80%丙酮提取)测定各样品叶绿素含量;利用 LI-6400XT 光合仪(Li-Cor Inc., USA)测定光合气体交换参数,每个样品 5 次生物学重复。

1.4.2 抗氧化酶活性、丙二醛及脯氨酸含量测定 利用南京建成生物工程研究所提供的总超氧化物歧化酶活性测定试剂盒(WST-1 法, A001-3-2)、过氧化物酶活性测定试剂盒(比色法, A084-3-1)、植物丙二醛含量测定试剂盒(微板法, A003-3-1)和脯氨酸含量测定试剂盒(比色法, A107-1-1)分别测定各样品的 SOD 活性、POD 活性、MDA 含量和脯氨酸含量。

1.5 实时荧光定量 PCR(RT-qPCR)

在胁迫处理 0、3、6、9、12、20 d 后分别取样,用 Universal Plant Total RNA Extraction kit(BioTeke, 北京)提取各样品总 RNA,再用 ReverTra Ace qPCR RT Master Mix with gDNA Remover(Toyobo, Japan)反转录成 cDNA,以之为 RT-qPCR 模板。利用 Primer Premier 6.0 软件和 NCBI 的 Primer-BLAST 在线工具设计杨树 *PIP1-2*、*MYB4*、*ERF15*、*DREB1* 基因[参考毛果杨(*P. trichocarpa*)基因组]的 RT-qPCR 引物(表 1),选择 *UBQ* 作为内参基因^[25]。用 SYBR Green Real-time PCR Master Mix Plus 试剂盒(Toyobo, Japan),在 ABI PRISM 7500 Real-time PCR 仪(Applied Biosystems, USA)进行 RT-qPCR 检测,基因相对表达量的计算使用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法^[26]。

1.6 数据处理

利用 Microsoft Excel 2021 和 SPSS 26.0 进行试验数据处理与分析,本研究中所有图表中的数据均

表 1 RT-qPCR 所需特异性引物序列

基因	登录号	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')	扩增产物	
				长度(bp)	熔解温度(℃)
PIP1-2	FJ487604.1	CACACGCAGAGAGGAATTAAGA	CTGGTGTCCAAGCACCCTTC	192	60.0
MYB4	XM_002319899.4	CACACGCAGAGAGGAATTAAGA	CTGGTGTCCAAGCACCCTTC	102	60.0
ERF15	OQ348134.1	TCCTCGTCTCGATCATACTCA	TCATCCAAGCACTCAAACCTCG	123	60.0
DREB1	EF151455.1	AGTGGGTTGCTGAGATTCGG	CGAGCATACGGGCCATACAT	127	60.0
UBQ	PQ155116.1	AGAGGCTGATTTTCGCCG	ATGCCACCTCTCAAACGGAG	109	60.0

代表平均值 ± 标准差,所有差异显著性分析均采用 Duncan's 新复极差法。

2 结果与分析

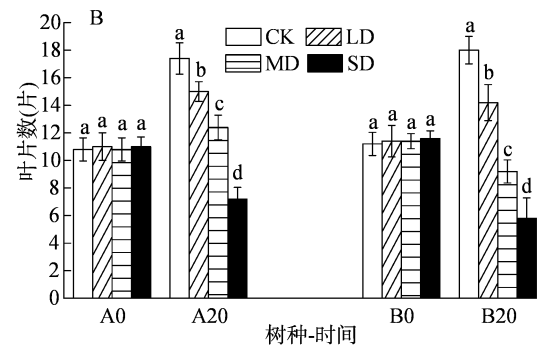
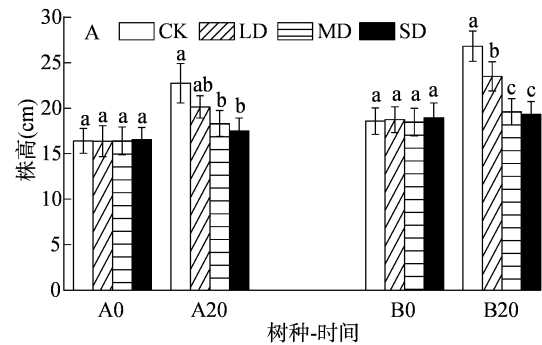
2.1 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗生长指标及叶片水分生理参数变化

胁迫处理 20 d 后,84K 杨 CK、LD、MD 和 SD 组苗木株高分别比处理前增长了 38.59%、23.08%、11.64% 和 5.72%;小黑杨 CK、LD、MD 和 SD 组苗木株高分别比胁迫前增长了 44.30%、25.36%、6.08% 和 1.97% (图 1-A)。说明在正常条件和轻度干旱胁迫下,小黑杨幼苗株高增长速率高于 84K 杨,而在中度、重度干旱胁迫下,84K 杨幼苗株高增长速率高于小黑杨。干旱胁迫 20 d 后,84K 杨和小黑杨各处理组叶量差异显著,且均呈现 CK > LD > MD > SD。与胁迫前相比,84K 杨 CK、LD 和 MD 组苗木叶量均增多,而 SD 组叶量则减少;小黑杨 CK 和 LD 组叶量增多,而 MD 和 SD 组叶量减少(图 1-B)。说明中度干旱胁迫处理 20 d 即导致小黑杨叶片凋落,而重度干旱胁迫 20 d 会导致 84K 杨叶片凋落。

叶片水分生理参数测定结果(表 2)表明,随着干旱胁迫时间的延长,2 种杨树幼苗的 R_{wc} 均逐渐下降,其中 LD 组苗木 R_{wc} 在胁迫后 12 d 发生骤降,而 MD 和 SD 组 R_{wc} 在胁迫后 9 d 即出现骤降,而各组 W_{sd} 的变化规律与 R_{wc} 恰恰相反。与胁迫后 3 d 相比,84K 杨 LD 组 R_{wc} 胁迫后 12 d 下降率为 47.51%,小黑杨 LD 组下降率为 54.21%;84K 杨 MD、SD 组胁迫后 9 d 下降率分别为 48.91%、57.67%,小黑杨 MD、SD 组胁迫后 9 d 下降率分别为 50.22%、55.99%。说明在轻度、中度和重度干旱处理下,小黑杨 R_{wc} 下降幅度均比 84K 杨大。

2.2 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗叶绿素含量变化

测定结果(表 3)表明,正常生长条件下,小黑杨



A0 为 84K 杨处理前(0 d); A20 为 84K 杨处理 20 d; B0 为小黑杨处理前(0 d); B20 为小黑杨处理 20 d。柱上不同小写字母代表差异显著($P < 0.05$)

图 1 干旱处理 20 d 各组苗木的株高和叶片数量变化

幼苗叶片叶绿素含量略高于 84K 杨;轻度干旱胁迫下,84K 杨叶绿素含量在胁迫后 12 d 时骤降(下降 24.21%),小黑杨叶绿素含量在胁迫后 9 d 时骤降(下降 34.47%);中度干旱胁迫下,2 种杨树幼苗叶绿素含量均在胁迫 9 d 时骤降(分别下降 23.77%、38.85%);重度干旱胁迫下,2 种杨树幼苗叶绿素含量均在胁迫 9 d 时骤降(分别下降 30.61%、44.09%)。在胁迫处理 20 d 后,84K 杨 LD、MD 和 SD 组的幼苗叶绿素含量均高于小黑杨,说明相同程度干旱胁迫下小黑杨幼苗叶绿素合成受阻更严重。

2.3 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗光合气体交换参数变化

光合气体交换参数测定结果(表 4)表明,在轻度、中度和重度干旱胁迫下,随着胁迫时间的延长,2 种杨树幼苗的 C_i 呈现先降后升的变化趋势,其中轻

表 2 干旱胁迫下各组苗木的叶片水分生理参数

胁迫时间 (d)	叶片相对含水量(%)							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	91.28 ± 1.27a	88.80 ± 1.98ab	86.15 ± 1.46b	76.12 ± 1.41c	85.60 ± 1.45a	80.79 ± 1.29b	77.06 ± 1.86c	70.21 ± 1.93d
6	91.76 ± 1.56a	87.23 ± 1.75b	73.93 ± 1.19c	61.79 ± 1.58d	85.54 ± 1.96a	73.91 ± 1.15b	65.71 ± 1.09c	53.83 ± 1.76d
9	91.45 ± 1.50a	78.57 ± 1.88b	44.01 ± 2.28c	32.22 ± 1.59d	86.12 ± 1.77a	65.83 ± 1.33b	38.36 ± 1.17c	30.90 ± 1.57d
12	91.39 ± 1.38a	46.61 ± 2.08b	26.91 ± 1.59c	23.74 ± 1.77d	86.64 ± 1.50a	36.99 ± 1.90b	24.22 ± 1.73c	21.44 ± 1.22c
20	91.67 ± 1.61a	27.14 ± 1.57b	21.61 ± 1.19c	19.74 ± 1.21c	86.98 ± 1.26a	21.00 ± 1.46b	20.14 ± 1.03b	18.72 ± 1.61b

胁迫时间 (d)	叶片水分饱和和亏(%)							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	8.72 ± 1.27c	11.20 ± 1.98bc	13.85 ± 1.46b	23.88 ± 1.41a	19.21 ± 1.45c	19.21 ± 1.29c	22.94 ± 1.86b	29.79 ± 1.93a
6	8.24 ± 1.56d	12.77 ± 1.75c	26.07 ± 1.19b	38.21 ± 1.58a	14.46 ± 1.96d	26.09 ± 1.15c	34.29 ± 1.09b	46.17 ± 1.76a
9	8.55 ± 1.50d	21.43 ± 1.88c	55.99 ± 2.28b	67.78 ± 1.59a	13.88 ± 1.77d	34.17 ± 1.33c	61.64 ± 1.17b	69.10 ± 1.57a
12	8.61 ± 1.38c	53.39 ± 2.08b	73.09 ± 1.59a	76.26 ± 1.77a	13.36 ± 1.50c	63.01 ± 1.90b	75.78 ± 1.73a	78.56 ± 1.22a
20	8.33 ± 1.61c	72.86 ± 1.57b	78.39 ± 1.19a	80.26 ± 1.21a	13.02 ± 1.26b	79.00 ± 1.46a	79.86 ± 1.03a	81.28 ± 1.98a

注:数据后不同小写字母表示同一时间同一品种不同处理间在 0.05 水平上差异显著。表 3、表 4 同。

表 3 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗叶绿素含量时序变化

胁迫时间 (d)	叶绿素含量(mg/g)							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
0	3.44 ± 0.30a	3.47 ± 0.30a	3.45 ± 0.27a	3.43 ± 0.33a	3.80 ± 0.22a	3.81 ± 0.19a	3.81 ± 0.15a	3.81 ± 0.14a
3	3.45 ± 0.25a	3.35 ± 0.23a	3.29 ± 0.18a	3.01 ± 0.18b	3.82 ± 0.12a	3.61 ± 0.16a	3.47 ± 0.20b	3.35 ± 0.15b
6	3.54 ± 0.28a	3.27 ± 0.26ab	3.00 ± 0.15b	2.59 ± 0.21c	3.82 ± 0.15a	3.18 ± 0.21b	2.91 ± 0.20c	2.70 ± 0.12c
9	3.44 ± 0.25a	3.23 ± 0.24ab	2.63 ± 0.24b	2.38 ± 0.18c	3.84 ± 0.15a	2.49 ± 0.19b	2.33 ± 0.19b	2.13 ± 0.11c
12	3.53 ± 0.34a	2.63 ± 0.27b	2.10 ± 0.16c	1.84 ± 0.18d	3.84 ± 0.15a	1.98 ± 0.24b	1.72 ± 0.16bc	1.56 ± 0.12c
20	3.48 ± 0.26a	2.57 ± 0.23b	1.97 ± 0.18c	1.61 ± 0.15d	3.85 ± 0.16a	1.63 ± 0.22b	1.34 ± 0.10bc	1.20 ± 0.16c

度干旱胁迫后 12 d 降至最低值,而中度和重度干旱胁迫后 9 d 降至最低值。2 种杨树幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r 均随干旱处理时间延长而呈现下降趋势,且在干旱处理 20 d 后,小黑杨幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r 的降幅均大于 84K 杨,说明相同程度的干旱胁迫对小黑杨光合气体交换参数影响更大。

2.4 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗抗氧化酶活性、MDA 含量、Pro 含量变化

在轻度、中度和重度干旱胁迫下,2 种杨树幼苗的 SOD、POD 活性随着胁迫时间的延长均呈现先升后降的变化趋势,且相同程度干旱胁迫下 84K 杨幼苗的 SOD、POD 活性增幅均高于小黑杨;2 种杨树幼苗的 MDA 和 Pro 含量则随着胁迫时间的延长而持续上升,且相同程度干旱胁迫下小黑杨幼苗的 MDA 和 Pro 含量增幅高于 84K 杨(图 2),说明相同程度

的干旱胁迫下 84K 杨幼苗的抗氧化酶活性响应更灵敏、细胞受损程度更低。

2.5 2 种杨树幼苗耐旱性指标综合评价

对不同程度干旱胁迫下 2 种杨树幼苗的生长与生理指标进行相关性分析,结果(图 3)表明,2 种杨树幼苗的干旱胁迫生理响应基本一致,其中 R_{WC} 与叶绿素含量、 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 呈极显著正相关,与 W_{SD} 、MDA 含量、Pro 含量呈极显著负相关;叶绿素含量与光合气体交换参数(P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r)呈极显著正相关,与 MDA 含量、Pro 含量呈极显著负相关;SOD 活性与 POD 活性呈极显著正相关,MDA 含量与 Pro 含量呈极显著正相关。

主成分分析结果(图 4)表明,前 2 个成分(PC1 和 PC2)累计贡献率高达 84.12%,其中 PC1 轴上绝对值较高的特征向量包括 R_{WC} 、叶绿素含量、 P_n 、 G_s

表 4 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗光合气体交换参数时序变化

胁迫时间 (d)	净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	15.51 ± 1.40a	15.16 ± 0.92a	14.94 ± 0.97a	14.68 ± 1.03b	16.35 ± 0.81a	15.86 ± 0.97a	15.64 ± 0.80a	15.38 ± 0.84b
6	15.64 ± 1.16a	14.49 ± 1.07b	13.39 ± 0.93c	12.62 ± 0.96d	16.37 ± 0.82a	14.85 ± 0.94b	14.36 ± 0.71b	12.55 ± 0.71c
9	15.64 ± 0.95a	12.11 ± 1.04b	10.44 ± 1.03c	9.66 ± 0.96d	16.52 ± 0.75a	11.21 ± 0.96b	9.77 ± 0.88c	8.60 ± 0.66d
12	15.75 ± 1.02a	9.59 ± 1.04b	8.32 ± 1.04c	7.47 ± 0.77d	16.52 ± 0.85a	9.10 ± 0.92b	7.61 ± 0.81c	6.54 ± 0.65d
20	15.80 ± 0.92a	7.12 ± 0.96b	6.65 ± 0.75bc	5.31 ± 0.63c	16.57 ± 0.88a	6.61 ± 0.75b	5.54 ± 0.64c	5.08 ± 0.76d
胁迫时间 (d)	气孔导度 [$\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	0.39 ± 0.04a	0.35 ± 0.03a	0.32 ± 0.03ab	0.30 ± 0.02b	0.44 ± 0.04a	0.39 ± 0.05ab	0.38 ± 0.03ab	0.36 ± 0.04b
6	0.38 ± 0.04a	0.31 ± 0.04ab	0.27 ± 0.03b	0.25 ± 0.03b	0.44 ± 0.05a	0.33 ± 0.04b	0.31 ± 0.03b	0.30 ± 0.02b
9	0.37 ± 0.05a	0.24 ± 0.03b	0.21 ± 0.02bc	0.18 ± 0.02c	0.45 ± 0.03a	0.24 ± 0.02b	0.21 ± 0.02bc	0.18 ± 0.03c
12	0.38 ± 0.04a	0.20 ± 0.04b	0.17 ± 0.03bc	0.14 ± 0.02c	0.45 ± 0.04a	0.19 ± 0.01b	0.16 ± 0.02bc	0.15 ± 0.01c
20	0.38 ± 0.03a	0.17 ± 0.02b	0.14 ± 0.02bc	0.12 ± 0.01c	0.45 ± 0.04a	0.16 ± 0.02b	0.12 ± 0.01c	0.10 ± 0.01c
胁迫时间 (d)	胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	393.80 ± 3.56a	369.93 ± 3.43b	340.02 ± 3.60c	335.40 ± 3.93c	365.44 ± 3.58a	335.55 ± 3.88b	323.32 ± 3.86c	316.64 ± 3.74c
6	393.81 ± 3.35a	315.51 ± 3.50b	292.03 ± 5.14c	185.69 ± 2.98d	365.48 ± 3.69a	271.82 ± 4.55b	239.19 ± 2.77c	231.77 ± 3.49d
9	393.65 ± 3.44a	198.67 ± 3.74b	155.78 ± 3.17c	138.78 ± 3.31d	366.02 ± 3.97a	165.72 ± 3.40b	137.92 ± 2.76c	128.06 ± 3.19d
12	393.94 ± 3.12a	153.85 ± 3.44d	202.05 ± 2.45b	186.83 ± 3.14c	365.52 ± 3.93a	135.11 ± 3.28d	181.98 ± 2.42b	175.65 ± 2.62c
20	393.92 ± 3.27a	204.80 ± 3.52d	235.06 ± 4.10b	214.93 ± 2.53c	365.30 ± 3.81a	186.60 ± 3.62d	209.58 ± 2.97b	198.85 ± 3.61c
胁迫时间 (d)	蒸腾速率 [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]							
	84K 杨				小黑杨			
	CK	LD	MD	SD	CK	LD	MD	SD
3	4.75 ± 0.45a	4.57 ± 0.39a	4.42 ± 0.40a	4.37 ± 0.38b	4.87 ± 0.36a	4.62 ± 0.36a	4.55 ± 0.38a	4.40 ± 0.43b
6	4.75 ± 0.37a	4.02 ± 0.41b	3.85 ± 0.38bc	3.64 ± 0.37c	4.84 ± 0.38a	4.06 ± 0.35b	3.93 ± 0.31b	3.71 ± 0.41c
9	4.76 ± 0.40a	3.21 ± 0.33b	3.02 ± 0.34bc	2.67 ± 0.25c	4.86 ± 0.35a	3.05 ± 0.35b	2.99 ± 0.32b	2.62 ± 0.31c
12	4.77 ± 0.33a	2.71 ± 0.31b	2.44 ± 0.21bc	2.06 ± 0.22c	4.86 ± 0.41a	2.42 ± 0.27b	2.38 ± 0.25b	2.05 ± 0.33c
20	4.75 ± 0.45a	2.38 ± 0.22b	1.95 ± 0.22c	1.52 ± 0.17d	4.86 ± 0.44a	2.03 ± 0.21b	1.85 ± 0.21b	1.48 ± 0.19c

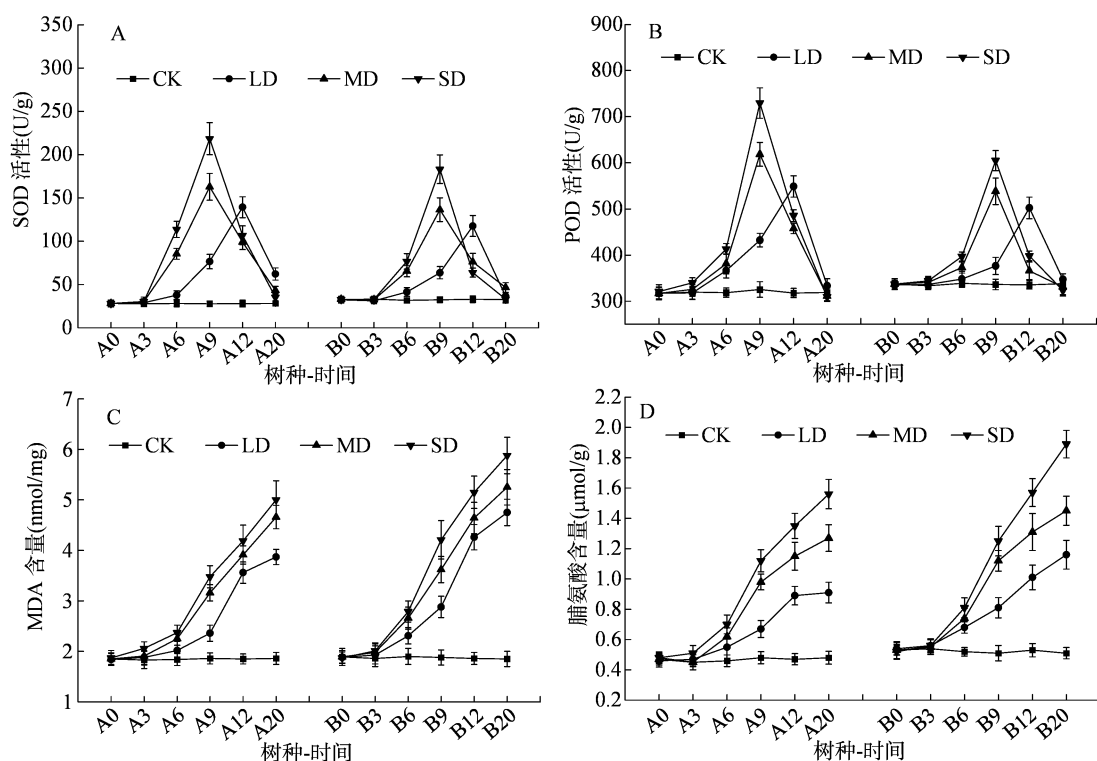
和 T_r ; PC2 轴上绝对值较高的特征向量包括 SOD 与 POD 活性、MDA 与 Pro 含量,说明 2 种杨树幼苗均是通过调整光合作用、抗氧化酶活性以及渗透调节物质来应对干旱。

根据主成分分析结果,进一步选择 R_{wc} 、叶绿素含量、 P_n 、SOD 活性和 MDA 含量进行隶属函数值计算,再根据 5 个指标的隶属函数值计算平均值。结果(表 5)显示,84K 杨幼苗的平均隶属函数值略高于小黑杨,说明 84K 杨幼苗的耐旱性比小黑杨幼苗更强。

2.6 不同程度干旱胁迫下 84K 杨与小黑杨幼苗干旱响应基因表达量变化

RT-qPCR 结果(图 5)表明,在轻度、中度和重度干旱胁迫下,2 种杨树幼苗叶片的 $PIPI-2$ 、

$MYB4$ 、 $ERF15$ 以及 $DREB1$ 基因均有明显响应且时序表达变化模式基本一致,均为先升后降。2 种杨树 $PIPI-2$ 基因的表达量在中度和重度干旱胁迫 9 d 后达到峰值,84K 杨 $PIPI-2$ 基因的表达在轻度干旱胁迫 12 d 后达到峰值,小黑杨 $PIPI-2$ 基因的表达在轻度干旱胁迫 20 d 内持续升高。84K 杨 $MYB4$ 基因的表达量在中度和重度干旱胁迫 6 d 后达到峰值,在轻度干旱胁迫 9 d 后达到峰值;小黑杨 $MYB4$ 基因的表达量在中度和重度干旱胁迫 9 d 后达到峰值,在轻度干旱胁迫 12 d 后达到峰值。2 种杨树 $ERF15$ 基因的表达量在重度干旱 3 d 后即达到峰值,在轻度和中度干旱 6 d 后达到峰值;而 $DREB1$ 基因的表达量在中度和重度干旱胁迫 9 d 后达到峰值,



A0、A3、A6、A9、A12、A20 分别代表 84K 杨胁迫处理 0、3、6、9、12、20 d；
B0、B3、B6、B9、B12、B20 分别代表小黑杨胁迫处理 0、3、6、9、12、20 d。图 5 同
图2 不同程度干旱胁迫下各组苗木抗氧化酶活性、MDA 与 Pro 含量时序变化

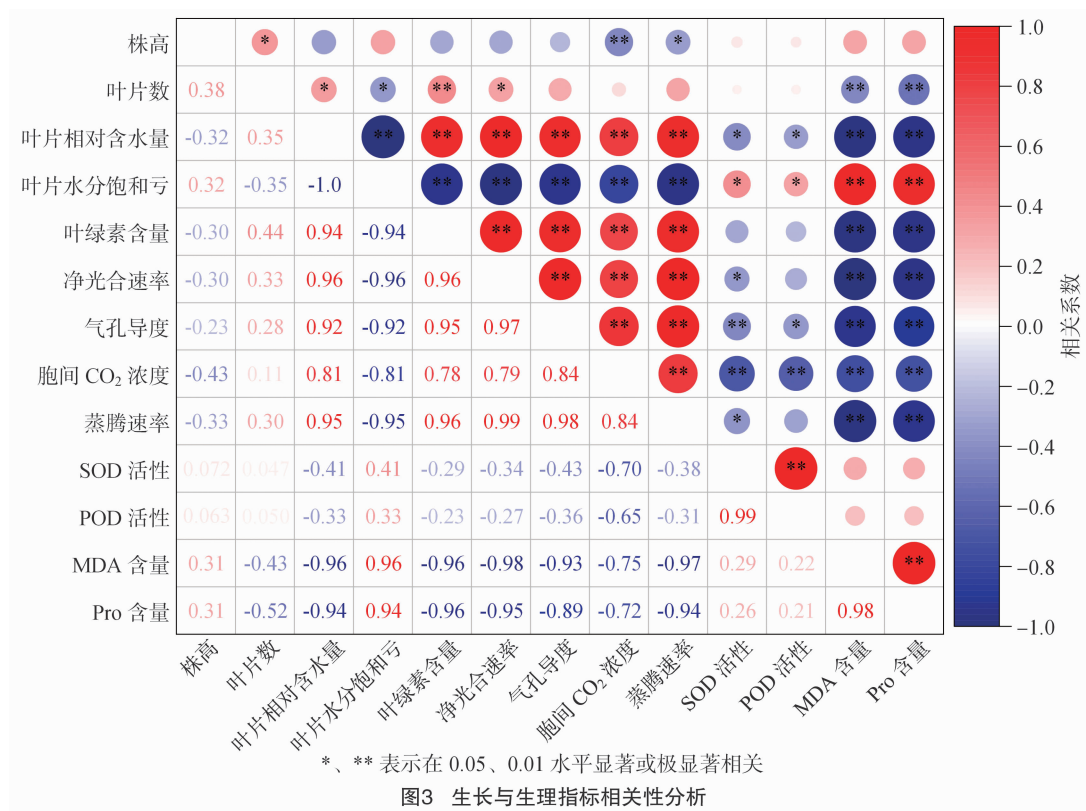


图3 生长与生理指标相关性分析

在轻度干旱胁迫 12 d 后达到峰值。综上可知,小黑杨幼苗叶片中部分基因(*PIP1-2* 和 *MYB4*)的干旱

响应速度滞后于 84K 杨,且其表达响应峰值也普遍低于 84K 杨。

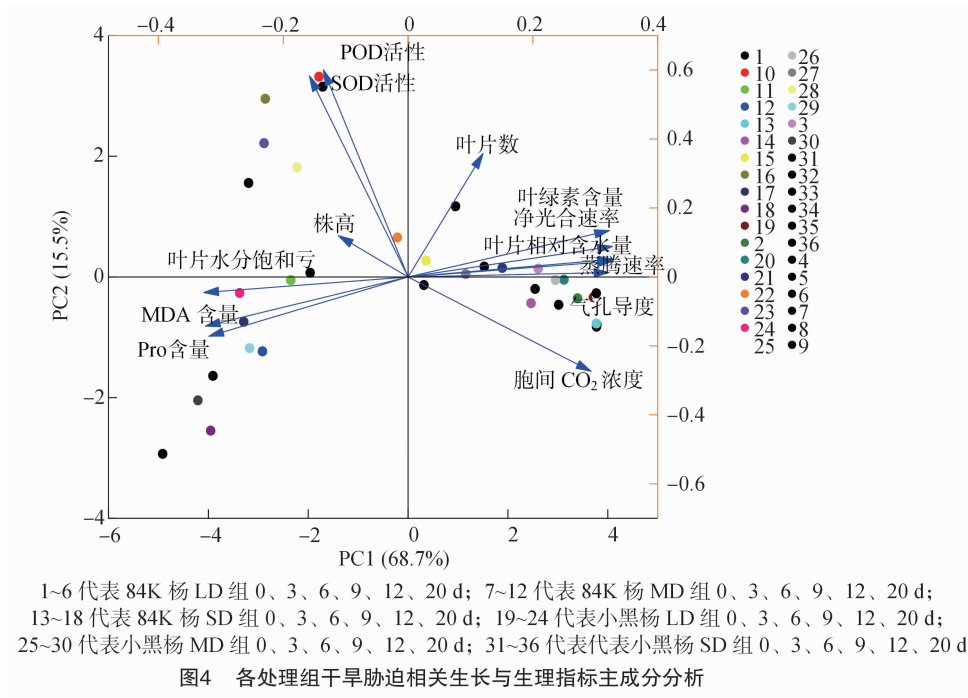
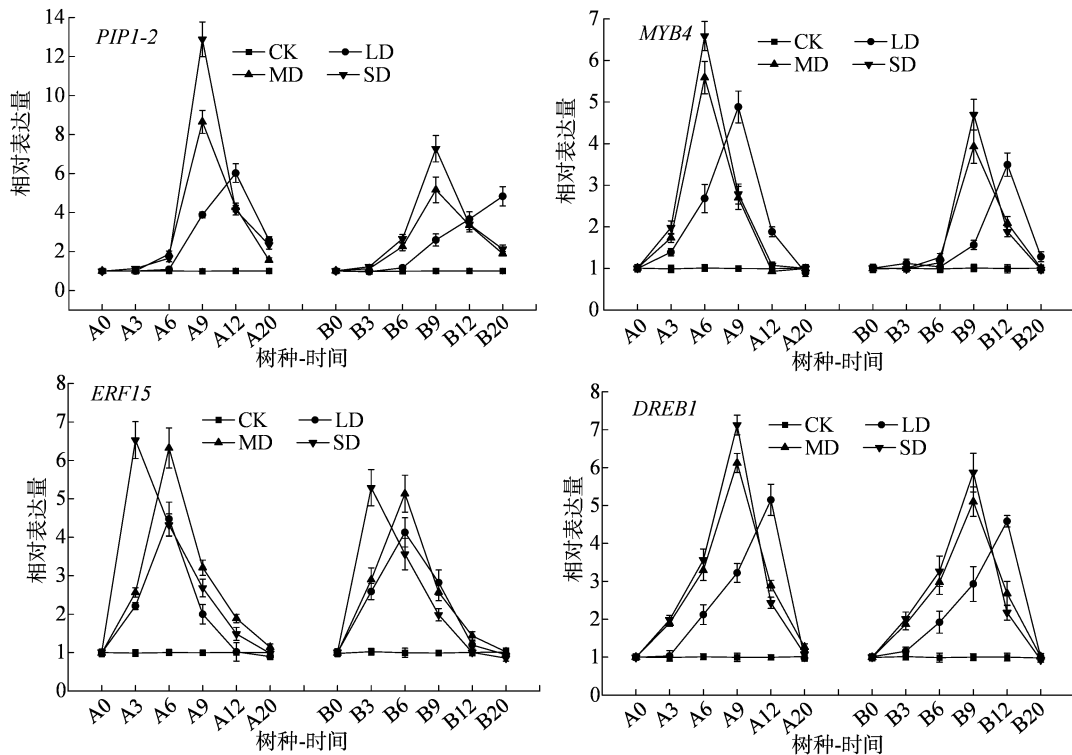


表 5 2 种杨树幼苗耐旱指标隶属函数值

树种	隶属函数值					平均隶属函数值	排名
	叶相对含水量	叶绿素含量	净光合速率	SOD 活性	MDA 含量		
84K 杨	0.556	0.623	0.608	0.243	0.358	0.477	1
小黑杨	0.517	0.543	0.574	0.227	0.364	0.445	2



3 讨论与结论

水分是限制植物生存繁衍的重要因素,缺水会导致树木生长受限甚至死亡,因此进行林木干旱适应性研究意义重大^[27]。PEG-6000 模拟干旱胁迫处理在植物干旱适应性研究中被广泛采用,本研究以 10%、20% 和 30% 的 PEG-6000 溶液模拟轻度、中度和重度干旱胁迫处理,旨在分析比较 2 种杂交良种杨树——84K 杨和小黑杨幼苗的耐旱性,从而为我国干旱、半干旱地区速生绿化树种的选择与配置提供理论线索^[28]。

R_{WC} 能直观反映植物叶片组织中水分情况,而 W_{SD} 能反映叶片在干旱胁迫下叶片水分亏缺情况^[29]。本研究 R_{WC} 和 W_{SD} 测定结果表明,在轻度、中度和重度干旱胁迫下 84K 杨幼苗的 R_{WC} 下降幅度均小于小黑杨,而两者 W_{SD} 的情况恰恰相反,说明在相同程度干旱胁迫下 84K 杨幼苗叶片组织的保水能力优于小黑杨幼苗。

光合作用是植物赖以生存的重要生命进程,而叶绿素作为光合反应过程中的核心物质,其含量高是植物光合能力强弱的直接映射^[30]。本研究测定结果表明,2 种杨树幼苗叶片的叶绿素含量在遭受干旱胁迫一定时长后均有所下降,且轻度、中度和重度干旱胁迫下小黑杨幼苗的叶绿素含量下降幅度均高于 84K 杨,表明相同程度干旱胁迫对小黑杨幼苗叶绿素合成的阻碍作用更明显。

P_n 表示植物光合作用积累有机物的速度, P_n 越高表明植物细胞对光能的利用效率越高、生命力越旺盛^[31]。 G_s 是衡量植物光合能力的重要指标, G_s 越高表明气孔开度越大,即光合吸收 CO_2 的效率越高。植物光合作用也会直接影响 T_r , T_r 与光合速率成正比。前人的研究表明,在植物遭受干旱胁迫初期,其 G_s 下降, C_i 亦随之降低,而随着干旱胁迫时间的延长,非气孔限制因素会再导致 C_i 回升^[32-33]。本研究光合气体交换参数测定结果表明,不同程度干旱胁迫处理 20 d 内,2 种杨树幼苗 P_n 、 G_s 、 T_r 均随着胁迫处理时间延长而逐渐下降,且 84K 杨幼苗的下降率低于小黑杨,说明相同程度的干旱胁迫对小黑杨幼苗的光合作用限制更明显。而两者 C_i 则随着胁迫时间的延长呈现先降后升的趋势,结合既往研究报道推测,2 种杨树幼苗在轻度干旱胁迫 12 d 内或者中度、重度干旱胁迫 9 d 内一直受气孔限制因素影响,在此之后则开始受到非气孔限

制因素影响。

当植物遭受干旱胁迫,其细胞内会积累大量的活性氧、细胞膜会受到损伤、细胞渗透压也会升高。为了对抗干旱胁迫,植物通过增强抗氧化酶活性来清除活性氧,通过大量积累 Pro 等渗透调节物质来平衡细胞渗透压^[34-36]。本研究测定结果显示,在 2 种杨树幼苗遭受干旱胁迫前期,其体内 SOD 和 POD 活性均快速升高,且 84K 杨的酶活升高幅度大于小黑杨,说明 2 种杨树幼苗的抗氧化酶干旱适应机制相似,且 84K 杨的抗氧化酶响应速度更快。2 种杨树幼苗的 MDA 和 Pro 含量持续升高,且小黑杨 MDA 和 Pro 含量高于 84K 杨,说明小黑杨细胞膜的干旱胁迫损伤更严重。再结合本研究隶属函数值计算结果可知,84K 杨幼苗的耐旱能力略高于小黑杨幼苗。

研究表明,水通道蛋白(PIP)基因以及 MYB、ERF、DREB 等转录因子基因均为典型的干旱响应基因^[17-18,37-38]。本研究 RT-qPCR 结果显示,2 种杨树幼苗均通过显著上调 *PIP1-2*、*MYB4*、*ERF15* 和 *DREB1* 基因以应对干旱,但小黑杨部分基因的应答速度滞后于 84K 杨且表达峰值也低于后者,说明 2 种杨树幼苗响应干旱的分子机制基本一致,但 84K 杨幼苗的响应机制启动更迅速,而这可能是 84K 杨幼苗耐旱能力强于小黑杨幼苗的根本原因。

综上所述,在相同程度干旱胁迫条件下,84K 杨幼苗的耐旱性优于小黑杨,说明 84K 杨的干旱适应阈值比小黑杨更广,更适合在我国西北干旱与半干旱地区大面积栽植。而 *PIP1-2*、*MYB4*、*ERF15* 和 *DREB1* 基因则很可能是 84K 杨和小黑杨响应干旱胁迫的关键节点基因,下一步可通过基因编辑、遗传转化、组学分析、酵母单双杂交等方法确定此类基因的功能,并进一步利用其辅助杨树抗逆性状改良工作。

参考文献:

- [1] Sato H, Mizoi J, Shinozaki K, et al. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change [J]. The Plant Journal, 2024, 117(6): 1873-1892.
- [2] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. Nature, 2012, 491: 752-755.
- [3] 温琦, 赵文博, 张幽静, 等. 植物干旱胁迫响应的研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2020, 48(12): 11-15.
- [4] 徐文清, 李少楠, 宋思言, 等. 干旱胁迫对葡萄生理特性和叶片胁迫相关基因表达的影响 [J]. 南京农业大学学报, 2024, 47(6): 1049-1057.

- [5] Kim J S, Kidokoro S, Yamaguchi - Shinozaki K, et al. Regulatory networks in plant responses to drought and cold stress [J]. *Plant Physiology*, 2024, 195 (1): 170 - 189.
- [6] Nardini A, Salleo S. Water stress - induced modifications of leaf hydraulic architecture in sunflower: co - ordination with gas exchange [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56 (422): 3093 - 3101.
- [7] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Annals of Botany*, 2009, 103 (4): 551 - 560.
- [8] Dalal V K. Modulation of photosynthesis and other proteins during water - stress [J]. *Molecular Biology Reports*, 2021, 48 (4): 3681 - 3693.
- [9] Kar R K. Plant responses to water stress: role of reactive oxygen species [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6 (11): 1741 - 1745.
- [10] Laxa M, Liebthal M, Telman W, et al. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance [J]. *Antioxidants*, 2019, 8 (4): 94.
- [11] Ghosh U K, Islam M N, Siddiqui M N, et al. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms [J]. *Plant Biology*, 2022, 24 (2): 227 - 239.
- [12] Seleiman M F, Al - Suhailani N, Ali N, et al. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects [J]. *Plants*, 2021, 10 (2): 259.
- [13] 段俊枝, 燕照玲, 齐红志, 等. 植物调节基因在大豆抗旱基因工程中的应用新进展 [J]. *大豆科学*, 2025, 44 (3): 135 - 146.
- [14] 金思雨, 彭祚登. 刺槐和油松干旱胁迫响应研究进展 [J]. *西北林学院学报*, 2022, 37 (4): 79 - 91.
- [15] Xiu Y, Iqbal A, Zhu C, et al. Improvement and transcriptome analysis of root architecture by overexpression of *Fraxinus pennsylvanica* DREB2A transcription factor in *Robinia pseudoacacia* L. 'Idaho' [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14 (6): 1456 - 1469.
- [16] Thirumalaikumar V P, Devkar V, Mehterov N, et al. NAC transcription factor JUNGBRUNNEN1 enhances drought tolerance in tomato [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (2): 354 - 366.
- [17] 孙甜甜, 任强, 陈文义, 等. 杨树水通道蛋白基因 *PagPIP1*; 3 耐干旱胁迫功能分析 [J]. *西北林学院学报*, 2023, 38 (4): 11 - 17, 89.
- [18] Kong L F, Song Q, Wei H B, et al. The AP2/ERF transcription factor PtoERF15 confers drought tolerance via JA - mediated signaling in *Populus* [J]. *New Phytologist*, 2023, 240 (5): 1848 - 1867.
- [19] Wang X P, Niu Y L, Zheng Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (11): 6125.
- [20] 樊军锋, 李玲, 韩一凡, 等. 84K 杨叶片外植体再生系统的建立 [J]. *西北林学院学报*, 2002, 17 (2): 33 - 36.
- [21] 王丽娜, 王玉成, 杨传平. 84K 杨愈伤组织再生体系和直接分化再生体系遗传转化的比较性研究 [J]. *植物研究*, 2017, 37 (4): 542 - 548.
- [22] 杨传平, 刘桂丰, 梁宏伟, 等. 耐盐基因 *Bet - A* 转化小黑杨的研究 [J]. *林业科学*, 2001, 37 (6): 34 - 38.
- [23] 曾燕霞, 陈志龙, 尚继红, 等. 太空诱变对 PEG - 6000 模拟干旱胁迫下紫花苜蓿材料苗期生长的影响 [J]. *草业学报*, 2025, 34 (6): 59 - 69.
- [24] Zhao H, Zhao X Y, Li M Y, et al. Ectopic expression of *Limonium bicolor* (Bag.) Kuntze DREB (*LbDREB*) results in enhanced salt stress tolerance of transgenic *Populus ussuriensis* Kom [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2018, 132 (1): 123 - 136.
- [25] Zhao H, Wang S, Chen S, et al. Phylogenetic and stress - responsive expression analysis of 20 WRKY genes in *Populus simonii* × *Populus nigra* [J]. *Gene*, 2015, 565 (1): 130 - 139.
- [26] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real - time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method [J]. *Methods*, 2001, 25 (4): 402 - 408.
- [27] Bakala H S, Devi J, Singh G, et al. Drought and heat stress: insights into tolerance mechanisms and breeding strategies for pigeonpea improvement [J]. *Planta*, 2024, 259 (5): 123.
- [28] 常丹, 黄焱辉, 田敏, 等. 外源独脚金内酯对干旱胁迫下两种报春苣苔属植物生长及生理特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2025, 36 (3): 802 - 810.
- [29] 王彪, 陈立欣, 吴应明, 等. 干旱胁迫下环境与生理因子对晋西黄土区刺槐人工林树干液流的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2024, 46 (4): 127 - 140.
- [30] Nazari M, Kordrostami M, Ghasemi - Soloklui A A, et al. Enhancing photosynthesis and plant productivity through genetic modification [J]. *Cells*, 2024, 13 (16): 1319.
- [31] Lawson T, Milliken A L. Photosynthesis - beyond the leaf [J]. *New Phytologist*, 2023, 238 (1): 55 - 61.
- [32] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 等. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17 (11): 2016 - 2019.
- [33] 朱倩, 倪雪峰, 朱伟, 等. 有机肥配施模式下干旱胁迫对小麦光合特性、干物质积累及产量的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2025, 53 (7): 122 - 128.
- [34] Anjum N A, Sofo A, Scopa A, et al. Lipids and proteins: major targets of oxidative modifications in abiotic stressed plants [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22 (6): 4099 - 4121.
- [35] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48 (12): 909 - 930.
- [36] 李钦森, 马乐, 季喜梅, 等. 小叶杨 NAC 基因家族的鉴定及干旱胁迫下表达分析 [J]. *江苏农业科学*, 2025, 53 (24): 73 - 84.
- [37] Yang L J, Chen Y, Xu L, et al. The OsFTIP6 - OsHB22 - OsMYBR57 module regulates drought response in rice [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15 (7): 1227 - 1242.
- [38] Wang D, Zeng Y Y, Yang X X, et al. Characterization of DREB family genes in *Lotus japonicus* and *LjDREB2B* overexpression increased drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24 (1): 497.