

丹红杨 × 通辽 1 号杨杂交子代苗期抗旱性初步评价

孙佩, 姬慧娟, 张亚红, 贾会霞, 胡建军

(林木遗传育种国家重点实验室 / 国家林业局林木培育重点实验室 / 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: 杨树是重要的用材林和防护林树种, 土壤干旱不仅影响杨树正常生长发育, 甚至降低木材产量与品质。评价杨树全同胞家系抗旱性, 筛选抗旱指标, 对培育抗旱新品种、干旱土地的利用及生态环境建设具有重要意义。本研究以 123 个丹红杨 × 通辽 1 号杨杂交子代无性系为材料, 采用盆栽控水试验, 在中度干旱胁迫下, 测定植株的生长、光合、叶形和水分生理等 12 个指标; 建立田间试验林, 测定一年生田间生长量。结果表明, 干旱胁迫对杂交子代各指标均有极显著影响 ($P < 0.01$), 其中气孔导度 (G_s) 变异系数最大。相关性分析发现, 各抗旱性状之间呈现不同程度的相关性。利用主成分分析法和隶属函数法进行苗期抗旱性综合评价, 将杂交群体划分为干旱敏感型、中等抗旱型和高抗旱型 3 种类型, 分别包含 30 个、73 个和 22 个无性系, DX-27、DX-4、DX-3 等 10 个无性系抗旱性强于父本通辽 1 号杨, 其中无性系 DX-55 和 DX-81 抗旱性 D 值 (均为 0.60) 最大, 抗旱能力最强。逐步线性回归分析和相关性分析表明基径 (D)、净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 对抗旱性影响显著, 可作为苗期抗旱性评价指标, 其中 G_s 对抗旱性直接效应最大。采用布雷金多性状综合评价法对杂交子代田间生长性状综合评价, 将杂交群体划分为 4 级, 亲本丹红杨和通辽 1 号杨分别隶属优级和差级, 6 个抗旱性强于父本通辽 1 号杨的无性系 (DX-76、DX-78、DX-53、DX-55、DX-3、DX-20) 隶属优级和良级, 初步筛选为抗旱速生材料。本研究为杨树抗旱遗传改良及苗期抗旱性鉴定提供理论依据。

关键词: 杂交子代; 抗旱性; 抗旱指标; 综合评价

Preliminary Evaluation of Drought Resistance for *Populus deltoides* ‘Danhong’ × *P. simonii* ‘Tongliao1’ Hybrid Progenies at the Seedling Stage

SUN Pei, JI Hui-juan, ZHANG Ya-hong, JIA Hui-xia, HU Jian-jun

(State Key Laboratory of Tree Genetics and breeding/Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of the State Forestry Administration/Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091)

Abstract: Poplar is an important timber and shelterbelt tree species. The soil drought severely limits its growth, development and quality. Deciphering the theory and production for drought resistance is of interest on the poplar varieties cultivation, arid land use, and ecological environment construction to evaluate poplar full sib family drought resistance and select drought index. In this study, 123 progenies derived from a cross of *Populus deltoides* ‘Danhong’ × *P. simonii* ‘Tongliao1’ were subjected for moderate pot water control experiment via determining 12 growth parameters such as photosynthesis, leaf and water indexes. In addition, we established field experimental forest and measured one year growth increment. The results showed that the drought stress had a significant effect on all the tested traits of hybrid progeny ($P < 0.01$), among which stomatal conductance (G_s) had the largest variation coefficient. Correlation analysis indicated that responsive traits exhibited different degrees of correlation. Drought resistances of the progenies at seedling stage were evaluated with principle component analysis and subordinate function. The hybrid population were classified into three types as drought sensitive type, moderate drought resistance type and high drought resistance type with each contained 30, 73,

收稿日期: 2018-07-17 修回日期: 2018-08-31 网络出版日期: 2018-10-22

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20181019.1544.002.html>

第一作者研究方向为林木遗传育种研究, E-mail: spfate@126.com

通信作者: 胡建军, 研究方向为林木种质资源评价与遗传育种研究, E-mail: hujj@caf.ac.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (31570669); 国家重点研发计划项目 (2017YFD0600201)

Foundation project: National Natural Science Foundation (31570669), National Key R&D Program of China (2017YFD0600201)

and 22 individuals. DX-27, DX-4, DX-3 and other seven lines adopt to drought better than male parent *P. simonii* 'Tongliao1'. Line DX-55 and DX-81 got the maximum drought resistance D value (all 0.60), and showed the strongest drought resistance. Stepwise linear regression and correlation analysis indicated diameter (D), net photosynthesis (P_n), stomatal conductance (G_a) and transpiration rate (T_r) could be used as drought resistance indexes, of which G_a had the largest direct effect on drought resistance. The comprehensive evaluation was used to analyze field growth characters, and the progenies were divided into four classes. *P. deltoides* 'Danhong' and *P. simonii* 'Tongliao1' belong to the first and fourth class, respectively. Six lines (DX-76, DX-78, DX-53, DX-55, DX-3, DX-20) with better drought resistance ability than male parent *P. simonii* 'Tongliao1' belong to the first and second class, and preliminarily selected as drought-resistant and fast-growing materials. Thus, this study provides theoretical basis in breeding for drought resistance in poplar and test for drought resistance at the seedling stage.

Key words: hybrid progeny; drought resistance; drought resistance index; comprehensive evaluation

杨树是我国北方地区重要的用材林和防护林树种,其人工林面积为 854 万 hm^2 ,年采伐量占国产木材总量的 18.14%,对提供木材和生物燃料、调节气候和维护生态环境等有重要的作用^[1]。我国干旱和半干旱土地面积约占国土总面积的 50%^[2]。基于历史气候数据建立的模型,预测未来由气候变暖、降雨量减少和蒸发量增加等因素导致干旱问题将更加严峻与普遍^[3]。杨树种类繁多,抗旱性差异较大,多数栽培种抗旱性差,易遭受干旱危害,影响其生长发育、降低产量品质甚至造成大面积枯死事件^[4]。虽然灌溉可以从一定程度减缓干旱的危害,但该措施成本高,实施困难,且可能造成水土流失和土壤盐碱化^[5]。高效地选育杨树抗旱新品种可以从本质上节省水资源,对干旱土地利用、生态环境恢复和林业经济效益提高具有重要的理论和现实意义,是林业生产亟待解决的科学问题。

目前,对杨树在干旱胁迫下的响应特性已有大量研究,包括相对含水量、气孔导度、光合特性、酶活性、渗透调节物质和某些激素水平的测定,以及其形态学(叶面积、根冠比和生长量等)对干旱胁迫的适应等^[6-9]。这些研究表明在干旱胁迫条件下,杨树能够从生理、生化及形态方面快速做出应答,形成一套复杂有序的抵御机制,以减少干旱胁迫对植株的危害。筛选高效的抗旱指标是科学评价抗旱性和选育杨树抗旱新品种的前提基础。杨淑红等^[10]以 3 个美洲黑杨品种为研究对象,筛选出过氧化氢酶和多酚氧化酶作为反映杨树品种抗旱能力的重要指标。邱兴等^[11]对美洲黑杨 × 青杨 6 个杂交无性系及 2 个对照无性系的抗旱性进行研究,筛选出叶片厚度、主脉厚度、栅栏组织与海绵组织厚度之比可作为抗旱性鉴定指标。上述研究主要从酶活性和叶片解剖结

构层面上筛选抗旱性鉴定指标。叶片相对含水量可反映植物水分状态和组织代谢活动,是评价植物脱水耐旱性的重要指标^[12]。比叶面积为绿色叶面积与其干重之比,受叶片厚度、形状和密度等因素的影响,综合反映植物利用资源的能力及对环境的适应特性^[13-15]。光合作用是植物生长最基本的生命活动,其能力强弱是影响植物生长快慢的主要因素,干旱胁迫下的光合生产力是鉴定植物耐旱能力的重要指标^[16-17]。然而,相对含水量、比叶面积、光合特性等在杨树抗旱性鉴定中能否作为筛选指标尚不清楚,有待深入探究。

在选育杨树抗旱品种时,仅仅集中在少数杨树种质中,遗传变异较窄,选育效率较低。从群体水平研究杨树抗旱性和选育抗旱新品种更为科学。选择抗旱性差异显著杨树品种为亲本,通过杂交获得子代群体,对其抗旱性进行综合分析和评价,是创制和筛选抗旱新品种传统而有效的途径。

本研究以速生抗虫但抗旱性弱的南方型美洲黑杨丹红杨(*Populus deltoides* 'Danhong')为母本^[18],以乡土树种抗旱性强的青杨派小叶杨优树通辽 1 号杨(*P. simonii* 'Tongliao1')为父本^[19],构建人工杂交群体,对杂交子代进行干旱胁迫试验,测定生长、光合、叶形和水分生理等 12 个相关的生理指标,综合评价杂交子代苗期抗旱能力,选育抗旱性强的株系,筛选抗旱鉴定指标,结合田间生长量初步评价不同抗旱性杂交子代的田间适应性,筛选抗旱速生株系,为杨树抗旱育种提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

采用人工控制授粉和胚离体培养获得丹红杨 ×

通辽1号杨杂交群体。以随机选取的123个杂交子代作为研究对象,选择生长健壮、直径约1cm的种条,剪成长约10cm插穗,在温室扦插于直径13cm、高15cm的塑料盆中,每盆扦插1株,基质由草炭土:蛭石按照10:1的比例混合而成,参照威尔科克斯法^[20],测定田间持水量为23.56%。正常水分供应培养,3个月后,选取长势一致的无性系进行干旱胁迫处理。

在北京市通州区中国林业科学研究院林业研究所试验站建立田间试验林,采用随机区组设计,单株小区,3次重复,扦插株行距为1.0m×1.5m,测定一年生株高和地径。

1.2 试验设计

干旱胁迫采用盆栽控水法,设置2个水分条件处理:对照组(CK)土壤相对含水量为75%~80%,干旱胁迫组(中度干旱,D)土壤相对含水量为35%~40%。土壤相对含水量=(土壤质量含水量/田间持水量×100%)。采用隔日称重法控制土壤相对含水量在设定范围内。处理时间设定为30d,每个子代2个处理各设置3次生物学重复,随机区组设计。

1.3 抗旱相关指标测定方法

1.3.1 光合特性测定 选择晴朗天气,均在上午8:00-12:00,采用GFS_3000便携式光合仪(德国WALZ公司),在温度为25℃、人工光照强度为2000 μmol/m²·s、相对湿度为55%~65%、CO₂浓度为400ppm条件下,测定植株顶端向下第5、6和7片成熟叶的光合作用参数,每片叶重复测定3次,每个子代2个处理各测3株。测定指标包括净光合速率(P_n , μmol/m²·s)、蒸腾速率(T_r , mmol/m²·s)、气孔导度(G_a , mmol/m²·s)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol/mol)。水分利用效率(E_{wue} , mmol/mol)= P_n/T_r ,气孔限制值(L_s , %)= $1-C_i/G_a$ 。

1.3.2 叶绿素含量测定 利用叶绿素测定仪SPAD_502测定植株顶端向下第5、6和7片成熟叶的叶基、叶中和叶尖处叶绿素SPAD值,每个子代2个处理各测3株。

1.3.3 叶片相对含水量测定 选取第7片成熟叶,称量其鲜重,去离子水浸泡24h,充分吸水后,称量饱和鲜重,105℃杀青5min,80℃烘干至恒重,称其干重。叶片相对含水量(LRWC, %)=(鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重)×100。

1.3.4 比叶面积指标 使用叶面积仪LI_7000测定第7片成熟叶叶面积(LA, mm²)。比叶面积

(SLA, mm²/g)=叶面积/叶片干重。

1.3.5 生长指标测定 在干旱胁迫试验开始前和结束后,分别用卷尺和游标卡尺测定株高和基径,计算株高生长量=干旱胁迫结束时株高-干旱胁迫开始时株高;基径生长量=干旱胁迫结束时基径-干旱胁迫开始时基径;对照组生长指标的测定方法和计算方法与干旱胁迫组相一致。

1.3.6 田间生长指标测定 生长季结束后,分别用塔尺和卷尺测定苗木株高和地径。

1.4 数据分析

1.4.1 数据处理分析软件 数据采用Excel 2007和SPSS 21.0进行整理与统计分析。

1.4.2 抗旱系数 为消除杂交子代之间固有的差异,采用性状相对值(抗旱系数=干旱胁迫下性状测定值/正常水分下性状测定值×100%),进行抗旱性综合评价^[21]。

1.4.3 隶属函数分析 各主成分的隶属函数值计算依照公式: $u(X_i)=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ ($i=1, 2, 3, \dots, n$),式中: X_i 表示第*i*个综合指标的平均值, X_{\min} 表示第*i*个综合指标的最小值, X_{\max} 表示第*i*个综合指标的最大值。

1.4.4 主成分权重 根据主成分贡献率大小,计算各主成分的权重^[22]: $W_i=P_i/\sum_{i=1}^n P_i$ ($i=1, 2, 3, \dots, n$),式中 W_i 表示第*i*个主成分在所有主成分中的重要程度, P_i 为各株系第*i*个主成分的贡献率。

1.4.5 抗旱性综合评价 $D=\sum_{i=1}^n [u(X_i) \times W_i]$ ($i=1, 2, 3, \dots, n$), D 值为各株系抗旱性综合评价值,结合亲本及各株系抗旱性综合评价值,将杂交群体划分为3种抗旱类型^[23]: D 值≤0.44,为干旱敏感型; D 值在0.45~0.54之间,为中等抗旱型; D 值≥0.54,为高抗旱型。

1.4.6 田间生长性状综合评价 田间一年生生长性状的评价采用布雷金多性状综合评价法^[24],公式为:

$$Q_i = \sqrt{\sum_{j=1}^n a_j} \quad (i=1, 2, 3, \dots, n), \quad a_j = \frac{x_{ij}}{x_{j\max}}$$

式中 Q_i 为年生长量的综合评价值, x_{ij} 为株高或地径性状的平均值, $x_{j\max}$ 为株高和地径性状最大值。评价标准: $N=Q_i \pm 2/3 \times S$;式中 S 为标准差。

2 结果与分析

2.1 正常水分和干旱胁迫条件下杂交子代生长、光合、叶和水分等性状变异

对123个杂交子代的株高(H)、基径(D)、净光合速率(P_n)、胞间CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_a)、

气孔限制值 (L_s)、水分利用率 (E_{wue})、蒸腾速率 (T_r)、叶绿素 SPAD 值 (SPAD 值)、叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA) 和叶片相对含水量 (LRWC) 12 个抗旱相关性状进行变异分析, 正常水分条件下杂交子代各性状的变异系数为 0.06~0.39, 干旱胁迫下, 变异系数为 0.08~0.69。正常水分和干旱胁迫条件下气孔导度 G_a 的变异系数最大, 分别为 0.39 和 0.69, 相应变幅为 48.11~863.99 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 和 22.61~537.50 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$; C_i 在正常水分条件下变异系数最小, 为 0.06, 变幅为 245.77~375.52 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, SPAD 值在干旱胁迫条件下变异系数最小, 为 0.08, 变化幅度为 26.92~39.32 (表 1)。除 SPAD 值

和比叶面积外, 杂交子代性状在干旱胁迫条件下的变异系数均高于正常水分条件, 表明杂交子代具有较丰富的遗传变异和较大的选择潜力, 所考察的性状对于干旱胁迫反应较为敏感。杂交子代各性状均值差异性显著分析表明, 干旱胁迫对各性状均有极显著性影响 ($P < 0.01$), H、D、 P_n 、 C_i 、 G_a 、 T_r 、SPAD 值、LA、SLA、LRWC 的均值较对照极显著下降 ($P < 0.01$), L_s 和 E_{wue} 均值较对照极显著升高, 说明杂交子代苗期干旱胁迫处理是有效的。 G_a 降幅最大, 高达 59%, 其次是 H 和 D, 降幅分别为 43% 和 38%; L_s 增幅最大, 为 54%, 表明干旱胁迫导致杂交子代光合作用和生长量降低, 水分利用率提高。

表 1 杂交子代 12 个抗旱相关性状变异分析

Table 1 Variation analysis of 12 drought resistant related traits in progenies

性状 Traits	对照 Control			处理 Treatment		
	均值 \pm 标准差 Mean \pm SD	变幅 Variation range	变异系数 Variation coefficient	均值 \pm 标准差 Mean \pm SD	变幅 Variation range	变异系数 Variation coefficient
株高 (cm) H	15.73 \pm 3.65	10.06~23.34	0.23	8.91 \pm 2.78**	4.01~13.90	0.31
基径 (mm) D	0.58 \pm 0.12	0.40~0.84	0.21	0.36 \pm 0.09**	0.20~0.53	0.25
净光合速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) P_n	10.42 \pm 2.39	5.15~17.50	0.23	7.07 \pm 2.33**	1.95~12.72	0.33
胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$) C_i	339.9 \pm 21.67	245.77~375.52	0.06	282.30 \pm 48.02**	147.85~354.02	0.17
气孔导度 ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) G_a	390.65 \pm 152.94	48.11~863.99	0.39	161.83 \pm 112.31**	22.61~537.50	0.69
气孔限制值 (%) L_s	0.13 \pm 0.05	0.05~0.38	0.38	0.28 \pm 0.13**	0.09~0.62	0.46
水分利用率 (mmol/mol) E_{wue}	2.35 \pm 0.59	1.02~4.43	0.25	3.69 \pm 1.24**	1.84~10.08	0.34
蒸腾速率 ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) T_r	3.94 \pm 0.90	1.60~6.46	0.23	2.28 \pm 1.12**	0.48~4.55	0.49
叶绿素 SPAD 值 SPAD index	35.84 \pm 3.44	30.69~59.38	0.10	32.49 \pm 2.52**	26.92~39.32	0.08
叶面积 (mm^2) LA	48.86 \pm 10.47	18.51~70.95	0.21	40.07 \pm 9.92**	16.98~63.67	0.25
比叶面积 (mm^2/g) SLA	343.20 \pm 113.42	177.47~751.04	0.33	246.99 \pm 62.92**	109.61~542.38	0.25
叶片相对含水量 (%) LRWC	0.88 \pm 0.08	0.47~0.99	0.09	0.69 \pm 0.15**	0.17~0.94	0.21

* 和 ** 表示在 0.05 和 0.01 水平显著差异, 下同

H: height, D: diameter, P_n : photosynthesis, C_i : intercellular carbon dioxide concentration, G_a : stomatal conductance, L_s : stomatal limitation, E_{wue} : water use efficiency, T_r : transpiration rate, SPAD index: chlorophyll SPAD value, LA: leaf area, SLA: specific leaf area, LRWC: leaf relative water content. * and ** mean significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively, the same as below

2.2 杂交子代抗旱系数变异及相关性分析

杂交子代抗旱系数分析表明, 12 个性状发生了不同程度改变, 其变异程度排序为 $G_a > Ls > E_{wue} > T_r > H > P_n > SLA > D > LRWC > C_i > LA > SPAD$ 值 (表 2), 与干旱胁迫下变异系数变异程度排序存在差异, 表明杂交子代自身固有的差异对抗旱性评价有一定影响, 用抗旱系数评估抗旱性更为科学合理。同一杂交子代各指标抗旱系数间呈现差异, 同一指

标在不同子代间同样呈现差异, 说明各指标对干旱胁迫反应的敏感性不同。气孔是植物与大气间进行碳水交换的通道, 是用于衡量水分、能量及 CO_2 平衡和循环的重要指标。本研究发现 G_a 抗旱系数变异最大, 为 0.61, 表明该性状受干旱胁迫响应分化明显, 可作为评价杨树抗旱性的高效候选指标, 而 SPAD 值变异系数最小, 不能有效地评价杨树抗旱性。

表 2 杂交子代 12 个性状抗旱系数分析

Table 2 Drought index analysis of 12 traits in progenies

性状 Traits	均值 ± 标准差 Mean ± SD	变幅 Variation range	变异系数 Variation coefficient
株高 (cm) H	0.58 ± 0.18	0.23~0.98	0.31
基径 (mm) D	0.63 ± 0.17	0.30~0.99	0.26
净光合速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) P_n	0.69 ± 0.20	0.14~0.98	0.29
胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$) C_i	0.83 ± 0.13	0.46~0.99	0.16
气孔导度 ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) G_a	0.44 ± 0.27	0.04~0.98	0.61
气孔限制值 (%) Ls	2.44 ± 1.35	1.02~6.74	0.55
水分利用率 (mmol/mol) E_{wue}	1.67 ± 0.74	1.00~5.34	0.44
蒸腾速率 ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) T_r	0.58 ± 0.25	0.12~0.99	0.43
叶绿素 SPAD 值 SPAD index	0.91 ± 0.07	0.63~0.99	0.07
叶面积 (mm^2) LA	0.82 ± 0.12	0.44~0.99	0.15
比叶面积 (mm^2/g) SLA	0.77 ± 0.21	0.24~0.99	0.27
叶片相对含水量 (%) LRWC	0.79 ± 0.16	0.19~1.00	0.21

对 12 个性状的抗旱系数进行相关性分析 (表 3), 发现 G_a 与 D 的相关性最高, 为 0.820; C_i 与 G_a 和 T_r 相关系数较大 (分别为 0.652 和 0.670, $P < 0.01$), 表明在干旱胁迫下, 具有较大的 G_a , 才能保证植株具有较强的光合作用, 进行营养物质的积累, 维持植株各器官能量代谢, 抵御逆境胁迫。H 与 D、 P_n 、 C_i 、 G_a 、 T_r 、LA、SLA 呈极显著或显著正相关, 与 Ls 呈极显著负相关; D 与 P_n 、 C_i 、 G_a 、 T_r 、

LA、SLA 呈极显著正相关, 与 Ls 呈极显著负相关; P_n 与 C_i 、 G_a 、 T_r 呈极显著正相关, 与 Ls 呈极显著负相关; C_i 与 P_n 、 T_r 、 G_a 呈极显著正相关, 与 Ls 和 E_{wue} 呈极显著负相关; G_a 与 P_n 、 C_i 、 T_r 呈极显著正相关, 与 Ls 和 E_{wue} 分别呈极显著负相关和显著负相关; Ls 与 P_n 、 C_i 、 G_a 、 T_r 呈极显著负相关, 与 E_{wue} 呈极显著正相关; E_{wue} 与 C_i 、 T_r 和 G_a 分别呈极显著和显著负相关, 与 Ls 和 LRWC 分别呈极显著和

显著正相关; T_r 与 P_n 、 C_i 、 G_a 呈极显著正相关, 与 L_s 和 E_{wue} 呈极显著负相关; LA 与 SLA 呈极显著正相关。除 SPAD 值外, 各指标都至少与一个其他指标存在显著或极显著相关性, 说明干旱胁迫下杂交群体抗旱性状间存在不同程度的相关性, 导致所

提供的遗传信息间发生重叠。因此, 直接利用这些性状对杂交群体进行抗旱性评价缺乏真实性, 为消除信息重叠给抗旱性评价带来的影响, 本研究采用主成分分析法构建杨树苗期抗旱性综合评价指标体系。

表 3 杂交子代抗旱系数相关性分析

Table 3 Correlation analysis on drought resistance index of progenies

性状 Traits	株高 H	基径 D	净光合 速率 P_n	胞间 CO ₂ 浓度 C_i	气孔导度 G_a	气孔限 制值 L_s	水分利 用率 E_{wue}	蒸腾速率 T_r	叶绿素 SPAD 值 SPAD index	叶面积 LA	比叶面积 SLA
基径 D	0.769**										
净光合速率 P_n	0.457**	0.627**									
胞间 CO ₂ 浓度 C_i	0.552**	0.585**	0.325**								
气孔导度 G_a	0.657**	0.820**	0.389**	0.652**							
气孔限制值 L_s	-0.469**	-0.482**	-0.247**	-0.792**	-0.586**						
水分利用率 E_{wue}	-0.162	-0.018	-0.138	-0.519**	-0.205*	0.646**					
蒸腾速率 T_r	0.571**	0.785**	0.556**	0.670**	0.768**	-0.515**	-0.257**				
叶绿素 SPAD 值 SPAD index	0.116	0.083	0.036	-0.078	-0.011	0.034	-0.012	-0.029			
叶面积 LA	0.228*	0.302**	-0.010	0.010	0.113	-0.043	0.041	0.028	0.120		
比叶面积 SLA	0.296**	0.259**	0.022	-0.004	0.003	0.059	0.074	-0.058	0.066	0.461**	
叶片相对含水量 LRWC	0.094	0.138	0.040	-0.006	0.075	-0.002	0.216*	-0.001	-0.072	0.055	-0.005

2.3 杂交子代性状主成分分析

对 12 个性状的抗旱系数进行主成分分析, 提取前 5 个主成分, 累积贡献率达到 77.77% (表 4), 包含了绝大部分信息, 将原来的 12 个单项指标转化成 5 个新的相互独立的综合指标, 分别用 PC1、PC2、PC3、PC4 和 PC5 表示。PC1 贡献率最大, 为

29.86%; 其中 C_i 、 T_r 、 G_a 的系数大于其他性状系数, 表明第一主成分主要由 C_i 、 T_r 和 G_a 组成; PC2 贡献率为 16.46%, 主要由 H 和 D 组成; PC3 贡献率为 12.72%, 主要由 LA 和 SLA 组成; PC4 贡献率为 10.36%, 主要由 E_{wue} 和 LRWC 组成; PC5 贡献率为 8.37%, 主要由 SPAD 值和 P_n 组成。

表 4 各综合指标主成分矩阵的基本信息

Table 4 Basic information of the principal matrix for each composite index

主成分 Principal component	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
株高 H	-0.140	0.669	-0.046	0.099	-0.113
基径 D	-0.137	0.671	-0.024	0.089	-0.105
净光合速率 P_n	0.286	0.011	0.100	0.335	0.436
胞间 CO ₂ 浓度 C_i	0.469	0.063	-0.028	-0.081	-0.157
气孔导度 G_a	0.425	0.088	0.131	0.233	0.014
气孔限制值 L_s	-0.441	-0.100	0.072	0.215	0.225
水分利用率 E_{wue}	-0.302	-0.109	0.208	0.523	0.114
蒸腾速率 T_r	0.435	0.112	0.051	0.269	0.158
叶绿素 SPAD 值 SPAD index	-0.036	0.200	0.198	-0.164	0.682
叶面积 LA	0.027	-0.023	0.669	-0.195	-0.119
比叶面积 SLA	-0.030	0.079	0.638	-0.190	-0.152
叶片相对含水量 LRWC	-0.003	-0.095	0.155	0.563	-0.413
特征值 Eigenvalue	3.584	1.975	1.526	1.244	1.004
贡献率 Contribution rate	29.86	16.46	12.72	10.36	8.37
权重 Weight	38.40	21.16	16.35	13.32	10.76

2.4 抗旱性综合评价

基于主成分分析和隶属函数法,计算各株系抗旱能力的度量值,即 D 值。根据 D 值划分亲本及杂交子代抗旱类型(表 5),父本通辽 1 号杨抗旱性 D 值(0.57)明显高于母本丹红杨(0.44);株系 DX-55 和 DX-81 的 D 值最高(均为 0.60),抗旱性最强,而株系 DX-111 的 D 值最小(0.29),抗旱性最弱。根据 D 值大小,将杂交子代划分为 3 类抗旱类型:干旱敏感类型 30 个株系;中等抗旱类型 73 个株系;高抗旱类型 22 个株系。其中,10 个杂交子代株系 DX-27、DX-4、DX-3、DX-101、DX-76、DX-78、DX-20、DX-53、DX-81 和 DX-55 的抗旱性强于父本通辽 1 号杨,表现出超亲现象,可作为选育杨树抗旱新

品种的候选材料。

2.5 杂交子代苗期抗旱鉴定指标筛选

采用逐步线性回归分析法建立抗旱性综合评价 D 值与 H(X_1)、D(X_2)、 P_n (X_3)、 C_i (X_4)、 G_a (X_5)、 L_s (X_6)、 E_{wue} (X_7)、 T_r (X_8)、SPAD 值(X_9)、LA(X_{10})、SLA(X_{11})和 LRWC(X_{12})关系模型,筛选对 D 值具有显著影响的 X_2 、 X_3 、 X_5 和 X_8 4 个指标:

$$Y=0.237+0.136X_2+0.082X_3+0.120X_5+0.080X_8$$

对回归方程进行显著性检验,结果为 $F=262.430$, $R^2=0.897$, $P<0.001$, 方程极显著,表明 D、 P_n 、 G_a 和 T_r 对杂交子代苗期抗旱性影响显著,自变量的直接通径系数分别为 0.352、0.252、0.497 和 0.313,其中 G_a 对抗旱性综合评价 D 值直接作用最大。

对 D 、 P_n 、 G_a 和 T_r 与抗旱性综合评价 D 值之间的相关性进行分析,发现 D 、 P_n 、 G_a 和 T_r 与抗旱性综合评价 D 值均呈极显著正相关 ($P < 0.001$) (表

6)。因此,在杂交子代苗期抗旱性鉴定时,可选择性地测定这 4 个性状指标,避免抗旱性状测定的盲目性,减少抗旱指标测定的工作量。

表 5 杂交子代及亲本抗旱性综合评价

Table 5 Comprehensive evaluation of drought resistance for progenies and parent

抗旱类型	株系号 (D 值)						
Drought resistance type	Line number (D value)						
干旱敏感型	DX-111 (0.29)	DX-26 (0.31)	DX-13 (0.33)	DX-39 (0.35)	DX-68 (0.35)	DX-31 (0.36)	DX-46 (0.36)
Drought sensitive type	DX-74 (0.36)	DX-99 (0.37)	DX-56 (0.37)	DX-9 (0.38)	DX-121 (0.38)	DX-49 (0.38)	DX-16 (0.38)
(≤ 0.44)	DX-100 (0.40)	DX-70 (0.40)	DX-73 (0.40)	DX-80 (0.41)	DX-7 (0.41)	DX-118 (0.42)	DX-57 (0.42)
	DX-65 (0.42)	DX-33 (0.42)	DX-23 (0.42)	DX-50 (0.43)	DX-10 (0.43)	DX-77 (0.43)	DX-115 (0.44)
	DX-51 (0.44)	丹红杨 (0.44)					
中度抗旱型	DX-58 (0.45)	DX-17 (0.45)	DX-21 (0.45)	DX-86 (0.45)	DX-113 (0.45)	DX-122 (0.45)	DX-12 (0.45)
Moderate drought resistance type	DX-88 (0.45)	DX-123 (0.45)	DX-67 (0.45)	DX-59 (0.45)	DX-85 (0.46)	DX-110 (0.46)	DX-36 (0.46)
(0.45~0.54)	DX-82 (0.46)	DX-64 (0.46)	DX-92 (0.46)	DX-43 (0.46)	DX-95 (0.47)	DX-107 (0.47)	DX-29 (0.47)
	DX-45 (0.47)	DX-15 (0.47)	DX-119 (0.47)	DX-44 (0.47)	DX-89 (0.47)	DX-2 (0.47)	DX-24 (0.48)
	DX-8 (0.48)	DX-75 (0.48)	DX-5 (0.48)	DX-114 (0.48)	DX-28 (0.49)	DX-98 (0.49)	DX-79 (0.49)
	DX-63 (0.49)	DX-41 (0.49)	DX-91 (0.49)	DX-83 (0.49)	DX-106 (0.49)	DX-19 (0.50)	DX-69 (0.50)
	DX-117 (0.50)	DX-40 (0.50)	DX-52 (0.50)	DX-6 (0.50)	DX-11 (0.50)	DX-105 (0.50)	DX-109 (0.50)
	DX-102 (0.50)	DX-30 (0.50)	DX-93 (0.50)	DX-48 (0.50)	DX-72 (0.50)	DX-66 (0.50)	DX-104 (0.51)
	DX-94 (0.51)	DX-61 (0.51)	DX-22 (0.51)	DX-25 (0.51)	DX-47 (0.51)	DX-34 (0.52)	DX-14 (0.52)
	DX-42 (0.52)	DX-108 (0.52)	DX-60 (0.52)	DX-96 (0.52)	DX-37 (0.52)	DX-18 (0.53)	DX-90 (0.53)
	DX-32 (0.53)	DX-87 (0.53)	DX-116 (0.53)				
高度抗旱型	DX-1 (0.54)	DX-103 (0.55)	DX-62 (0.55)	DX-120 (0.55)	DX-54 (0.55)	DX-38 (0.56)	DX-97 (0.56)
High drought resistance type	DX-35 (0.56)	DX-71 (0.56)	DX-84 (0.57)	DX-112 (0.57)	通辽 1 号杨	DX-27 (0.57)	DX-4 (0.57)
(≥ 0.54)					(0.57)		
	DX-3 (0.58)	DX-101 (0.58)	DX-76 (0.59)	DX-78 (0.59)	DX-20 (0.59)	DX-53 (0.59)	DX-81 (0.60)
	DX-55 (0.60)						

表 6 抗旱系数与抗旱 D 值间的相关系数

Table 6 Correlation coefficients between drought index and D value

相关系数	株高	地径	净光合速率	胞间 CO_2	气孔导度	气孔限制值	水分	蒸腾速率	叶绿素	叶面积	比叶	叶片相对含
Correlation index	H	D	P_n	浓度	G_a	L_s	利用率	T_r	SPAD 值	LA	面积	水量
D 值				C_i			E_{wue}		SPAD index		SLA	LRWC
D value	0.257**	0.268**	0.584**	0.670**	0.806**	-0.641**	-0.257**	0.815**	0.413	0.198*	0.199*	0.150

2.6 杂交子代田间生长性状综合评价

为研究不同抗旱性杂交子代田间适应性,采用布雷金多性状综合评定法对杂交子代田间生长性状进行综合评价,结合抗旱性优于通辽 1 号杨的 10 个高抗旱杂交子代进行抗旱速生材料的初步筛选。对杂交子代田间生长性状的统计分析和评价值的计算结果见表 7 和表 8。评价标准值计算结果为: $N_1=1.297$, $N_2=1.203$, $Q=1.246$ (Q 为 Q_1 的平均值)。根据标准值将亲本及杂交子代划分为 4 级:

$Q_1 \geq N_1$ 为优级,包含亲本丹红杨与 25 个杂交子代,平均株高 2.71 m,平均地径 3.07 cm,占参评材料的 21%,8 个杂交子代生长性状优于丹红杨,1 个高抗旱杂交子代 DX-76 隶属优级; $Q \leq Q_1 < N_1$ 为良级,包含 39 个杂交子代,平均株高 2.35 m,平均地径 2.83 cm,占参评材料的 31%,5 个高抗旱杂交子代隶属良级 (DX-78, DX-53, DX-55, DX-3, DX-20),总计 6 个高抗旱杂交子代隶属优级与良级; $N_2 \leq Q_1 < Q$ 为中等级,含有 33 个杂交子代,平均株

高和地径分别为 2.16 m 和 2.70 cm, 占参评材料的 26%, 2 个高抗旱杂交子代隶属中等级 (DX-27, DX-81); $Q_1 < N_2$ 为差级, 含亲本通辽 1 号杨与 26 个杂交子代, 平均株高和地径分别为 1.82 m 和 2.48 cm, 占参评材料的 22%, 通辽 1 号杨生长量最低, 2 个高抗

旱杂交子代隶属差级 (DX-101, DX-4)。由表 7 可知, 良级杂交子代个体生长性状变异程度最高, 差级杂交子代变异程度最低。综合评价结果将亲本及 123 个杂交子代划分为 4 个生长表现不同的等级, 为抗旱速生杂交子代选择提供了初步的依据。

表 7 杂交子代田间生长性状统计分析

Table 7 Statistical analysis of field growth characters for progenies

生长量分级 Growth classification	株高 Height			地径 Diameter		
	均值 (m) Mean	标准差 SD	变异系数 Variation coefficient	均值 (cm) Mean	标准差 Stdev	变异系数 Variation coefficient
优级 First class	2.71	0.134	0.049	3.07	0.893	0.291
良级 Second class	2.35	0.159	0.068	2.83	1.062	0.375
中等级 Third class	2.16	0.141	0.065	2.70	0.940	0.348
差级 Fourth class	1.82	0.083	0.046	2.48	0.556	0.224

表 8 杂交子代田间生长量综合评价

Table 8 Comprehensive evaluation of field growth characters for progenies

生长量分级 Growth classification	株系号 (Q_i 值) Line number (Q_i value)						
优级 First class ($Q_i \geq N_1$)	DX-83 (1.414)	DX-33 (1.412)	DX-93 (1.394)	DX-69 (1.388)	DX-51 (1.374)	DX-42 (1.365)	DX-7 (1.358)
	DX-118 (1.358)	丹红杨 (1.353)	DX-82 (1.343)	DX-49 (1.332)	DX-54 (1.330)	DX-23 (1.329)	DX-104 (1.323)
	DX-26 (1.320)	DX-47 (1.319)	DX-52 (1.318)	DX-100 (1.315)	DX-97 (1.310)	DX-50 (1.307)	DX-114 (1.306)
	DX-38 (1.306)	DX-72 (1.304)	DX-22 (1.300)	DX-76 (1.299)	DX-24 (1.297)		
良级 Second class ($Q \leq Q_1 < N_1$)	DX-45 (1.294)	DX-96 (1.294)	DX-34 (1.291)	DX-13 (1.289)	DX-32 (1.285)	DX-78 (1.284)	DX-28 (1.284)
	DX-2 (1.281)	DX-1 (1.280)	DX-53 (1.279)	DX-79 (1.275)	DX-119 (1.274)	DX-86 (1.274)	DX-21 (1.273)
	DX-55 (1.273)	DX-3 (1.272)	DX-12 (1.267)	DX-111 (1.267)	DX-36 (1.265)	DX-85 (1.263)	DX-120 (1.261)
	DX-40 (1.261)	DX-80 (1.261)	DX-25 (1.261)	DX-59 (1.260)	DX-60 (1.260)	DX-31 (1.259)	DX-113 (1.258)
	DX-92 (1.257)	DX-6 (1.256)	DX-20 (1.254)	DX-29 (1.253)	DX-16 (1.252)	DX-48 (1.251)	DX-11 (1.250)
	DX-64 (1.249)	DX-61 (1.248)	DX-90 (1.246)	DX-43 (1.246)			
中等级 Third class ($N_2 \leq Q_1 < Q$)	DX-112 (1.245)	DX-73 (1.245)	DX-8 (1.245)	DX-88 (1.244)	DX-41 (1.243)	DX-37 (1.243)	DX-67 (1.241)
	DX-18 (1.239)	DX-44 (1.238)	DX-56 (1.236)	DX-66 (1.234)	DX-87 (1.233)	DX-105 (1.233)	DX-75 (1.230)
	DX-68 (1.229)	DX-94 (1.228)	DX-27 (1.227)	DX-62 (1.227)	DX-81 (1.226)	DX-95 (1.224)	DX-14 (1.219)
	DX-46 (1.219)	DX-15 (1.214)	DX-71 (1.214)	DX-35 (1.213)	DX-121 (1.212)	DX-98 (1.210)	DX-63 (1.208)
	DX-102 (1.206)	DX-115 (1.206)	DX-77 (1.205)	DX-106 (1.204)	DX-107 (1.203)		
差级 Fourth class ($Q_1 < N_2$)	DX-110 (1.202)	DX-91 (1.201)	DX-109 (1.201)	DX-123 (1.199)	DX-101 (1.198)	DX-122 (1.193)	DX-5 (1.191)
	DX-70 (1.190)	DX-30 (1.186)	DX-57 (1.179)	DX-117 (1.173)	DX-116 (1.168)	DX-65 (1.165)	DX-17 (1.163)
	DX-99 (1.160)	DX-4 (1.154)	DX-58 (1.154)	DX-10 (1.152)	DX-74 (1.144)	DX-19 (1.136)	DX-39 (1.135)
	DX-84 (1.130)	DX-89 (1.129)	DX-108 (1.094)	DX-9 (1.076)	DX-103 (1.067)	通辽 1 号杨 (0.926)	

3 讨论

干旱胁迫通常会引起植物形态、生理和生化过程发生改变^[25],进而影响植物的生长发育。干旱胁迫下,植物不同器官的碳、氮代谢和分布发生变化,造成叶面积和叶片数量减少,并限制营养元素运输至叶片,比叶面积和叶绿素含量降低^[26-27]。叶片相对含水量用于测定干旱胁迫时植株水分状态,反应组织代谢活动,是评价植物脱水耐旱最具意义的生理性状^[28]。本研究表明,干旱胁迫条件下,株高、基径、叶面积、比叶面积和叶片相对含水量平均值较正常水分显著降低,说明干旱胁迫抑制杨树株高、基径、叶片生长且降低叶片持水能力。此外,杨树叶片叶绿素含量显著降低,可能是由于干旱胁迫下,通过降低叶绿素含量以规避光抑制和光敏损伤对光合效率的影响^[29]。光合作用是植物能量代谢途径的中枢^[30]。本研究发现,在干旱胁迫下, P_n 、 C_i 、 G_a 和 T_r 显著下降, L_s 和 E_{wue} 显著提高,表明杨树在干旱胁迫下通过关闭气孔、降低光合作用和蒸腾作用,提高水分利用率来减少体内水分丧失,维持正常的生理活动,与相关研究结果一致^[31]。

科学合理地鉴定及评价杨树的抗旱性,为抗旱杨树新品种提供高效的选育途径。由于单一指标对抗旱性的评价是片面的,而采用多个指标的隶属函数值法鉴定木本植物抗旱性更具客观性和科学性。隶属函数值法可在不损失或很少损失原有信息的前提下,将多个彼此相关的指标转换成新的少数且彼此独立的综合指标,得到度量值,对目标性状进行综合分类和选育^[32]。因此,该方法被许多研究者用于评价杨树、大豆、糜子、谷子等物种的抗旱性^[11,33-35]。本研究利用隶属函数法获取杂交子代及亲本的抗旱性度量值,首次对杨树杂交群体抗旱能力进行评价。结果表明杂交群体中有10个杂交子代DX-27、DX-4、DX-3、DX-101、DX-76、DX-78、DX-20、DX-53、DX-81和DX-55抗旱性优于父本通辽1号杨,表现出杂种优势。杂种优势是指杂交后代在多个性状(生长、抗逆性和适应性等)超越亲本的现象^[36]。杂种优势产生受显性效应、超显性效应和假超显性效应的遗传调控^[37-39],具有杂种优势的个体是杂交亲本优异等位基因的聚合体,当亲本材料具有亲和性时,双亲遗传距离越远,杂种优势越明显^[40]。本研究中杂交亲本丹红杨与通辽1号杨分别隶属黑杨派与青杨派,其遗传背景差异较大,杂交后代通过

遗传重组,获得抗旱性优于父本通辽1号杨的杂交子代。为研究抗旱子代的田间适应性,综合分析抗旱性和田间生长性状结果表明,6个杂交子代(DX-76、DX-78、DX-53、DX-55、DX-3和DX-20)为抗旱速生株系,为杨树抗旱遗传机理及育种相关研究提供新材料。

从多指标不同角度研究杨树抗旱性存在工作量大、耗时长和资源浪费等缺点。筛选有效的抗旱性鉴定指标有助于简单、快速完成抗旱性鉴定,提高选择效率,加快育种进程。本研究对12个性状抗旱系数进行逐步线性回归分析及相关分析,筛选出 D 、 P_n 、 G_a 和 T_r 作为杂交子代苗期抗旱性鉴定指标,这些指标分别反映了杨树在干旱胁迫下生长特性和光合作用能力。干旱胁迫导致净光合速率、蒸腾速率和气孔导度降低,其中气孔导度对抗旱性直接效应最大,说明干旱胁迫处理下,气孔限制不仅是光合作用速率下降的主要因素,而且是影响抗旱性的重要作用因子,这与杨树、橡树、桉树等植物在干旱胁迫下所得到的研究结果相一致^[41-43]。干旱胁迫下杨树的蒸腾、光合速率下降,生长量受到明显的抑制,造成生物产量降低。Alexieva等^[44]分析认为,生长量可以反映材料的抗旱性。因此,本研究筛选出的4个指标可作为评价杨树杂交子代苗期抗旱性的鉴定指标,为大群体多样本的抗旱性鉴定提供理论依据。

杨树的抗旱性是外部形态解剖结构特征与内部生理生化活动的综合体现,与外界环境密切相关^[45]。本研究从生长、光合、叶形和水分生理角度对杂交子代群体进行抗旱性综合评价,并结合田间生长性状测定分析,初步筛选出抗旱速生杂交子代个体。然而,本研究主要从生长和生理特性方面研究杂交子代响应干旱胁迫特性,而反映植物遭受干旱胁迫时细胞膜系统损伤程度和渗透调节能力的超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶及丙二醛^[46]等生化指标未进行测定。为获得更加科学、合理的抗旱性评价结果,未来将补充生化方面抗旱指标的测定,并对田间试验林开展干旱测定试验,进行田间抗旱验证。基于本研究构建的丹红杨×通辽1号杨杂交群体,利用分子标记技术构建高密度遗传图谱,对杂交群体抗旱性状进行数量性状位点定位分析,挖掘控制抗旱性状的功能基因,为在分子水平上开展杨树抗旱遗传机制的研究奠定基础。

参考文献

- [1] 贾黎明,刘诗琦,祝令辉,胡建军,王小平.我国杨树林的碳储量和碳密度.南京林业大学学报:自然科学版,2013,37(2):1-7
Jia L M, Liu S Q, Zhu L H, Hu J J, Wang X P. Carbon storage and density of poplars in China. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2013, 37(2): 1-7
- [2] 王宇超,王得祥,彭少兵,何帆.干旱胁迫对木本滨藜生理特性的影响.林业科学,2010,46(1):61-67
Wang Y C, Wang D X, Peng S B, He F. Effects of drought stress on physiological characteristics of woody saltbush. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(1): 61-67
- [3] Dai A. Increasing drought under global warming in observations and models. Nature Climate Change, 2012, 3: 52-58
- [4] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N G, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears D D, Hogg E H, Gonzalez P, Fensham R J, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J H, Allard G, Running S W. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology Management, 2010, 259: 660-684
- [5] 杨建伟,梁宗锁,韩蕊莲,孙群,崔浪军.不同干旱土壤条件下杨树的耗水规律及水分利用效率研究.植物生态学报,2004,28(5):657-664
Yang J W, Liang Z S, Han R L, Sun Q, Cui L J. Water use efficiency and water consumption characteristics of poplar under soil drought conditions. Acta Phytoecological Sinica, 2004, 28(5): 657-664
- [6] Mazzoleni S, Dickmann D I. Differential physiological and morphological responses of two hybrid *Populus* clones to water stress. Tree Physiology, 1988, 4: 61-70
- [7] Souch C A, Stephens W. Growth, productivity and water use in three hybrid poplar clones. Tree Physiology, 1998, 18: 829-835
- [8] 付士磊,周永斌,何兴元,陈玮.干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响.应用生态学报,2006,17(11):2016-2019
Fu S L, Zhou Y B, He X Y, Chen W. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii*. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(11): 2016-2019
- [9] Viger M, Smith H K, Cohen D, Dewoody J, Trewin H, Steenackers M, Bastien C, Taylor G. Adaptive mechanisms and genomic plasticity for drought tolerance identified in European black poplar (*Populus nigra* L.). Tree Physiology, 2016, 36: 909
- [10] 杨淑红,宋德才,刘艳萍,杨清淮,朱延林.土壤干旱胁迫和复水后3个杨树品种叶片部分生理指标变化及抗旱性评价.植物资源与环境学报,2014,23(3):65-73
Yang S H, Song D C, Liu Y P, Yang Q H, Zhu Y L. Changes of some physiological indexes in leaf of three cultivars of *Populus* after drought stress in soil and re-watering and evaluation on their drought resistance. Journal of Plant Resources and Environment, 2014, 23(3): 65-73
- [11] 邱兴,樊军锋,李晓东,吕小锋.6个杨树新无性系叶片旱生结构研究.西北林学院学报,2015,30(1):96-101
Qiu X, Fan J F, Li X D, Lv X F. Research on drought resistance on leaf anatomical structure of six new poplar clones. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(1): 96-101
- [12] Loutfy N, Eltayeb M A, Hassanen A M, Moustafa M F M, Sakuma Y, Inouhe M. Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum*). Journal of Plant Research, 2012, 125: 173-184
- [13] Gower S T, Kucharik C J, Norman J M. Direct and indirect estimation of leaf area index, f APAR, and net primary production of Terrestrial Ecosystems. Remote Sensing Environment, 1999, 70: 29-51
- [14] Nicolas M, Erwin D, Boudouresque E, Delay D, Petit J, Delmotte F, Brignolas F. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Luisa-Avanzo'. Tree Physiology, 2003, 23: 1225-1235
- [15] Yang Y, Yao Y, Xu G, Li C Y. Growth and physiological responses to drought and elevated ultraviolet-b in two contrasting populations of *Hippophae rhamnoides*. Physiologia Plantarum, 2010, 124: 431-440
- [16] 李忠武,蔡强国,唐政洪,吴淑安,王宏.作物生产力模型及其应用研究.应用生态学报,2002,13(9):1174-1178
Li Z W, Cai G Q, Tang Z H, Wu S A, Wang H. Crop productivity model and its application. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(9): 1174-1178
- [17] 姬慧娟,贾会霞,章小铃,胡建军.干旱胁迫对红皮柳光合特性日变化及生长的影响.南京林业大学学报:自然科学版,2016,40(6):41-46
Ji H J, Jia H X, Zhang X L, Hu J J. Effect of drought stress on photosynthetic diurnal course and growth of *Salix purpurea*. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2016, 40(6): 41-46
- [18] 张春玲,李淑梅,赵自成,胡建军,韩一凡.杨树新品种'丹红杨'.林业科学,2008,44(1):169
Zhang C L, Li S M, Zhao Z C, Hu J J, Han Y F. A new poplar variety *Populus deltoides* CL. 'Dahong'. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(1): 169
- [19] Chen J H, Song Y P, Zhang H, Zhang D Q. Genome wide analysis of gene expression in response to drought stress in *Populus simonii*. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31: 946-962
- [20] 杜森,高祥照.土壤分析技术规范.北京:中国农业出版社,2006:47-49
Du S, Gao X Z. Technical specification for soil analysis. Beijing: China Agricultural Publishers, 2006: 47-49
- [21] 曾辉,曹苑南,王述民,王兰芬,董海鸿,陈吉宝.30份普通菜豆苗期抗旱性鉴定及抗旱指标的确定.植物遗传资源学报,2016,17(6):1014-1021
Zeng H, Cao Y N, Wang S M, Wang L F, Dong H H, Chen J B. Evaluation of drought tolerance of 30 common bean in seedling stage and screening of drought-tolerance assessment index. Journal of Plant Genetic Resource, 2016, 17(6): 1014-1021
- [22] 胡标林,杨平,万勇,李霞,罗世友,罗向东,谢建坤.东乡野生稻 BILs 群体苗期抗旱性综合评价及其遗传分析.植物遗传资源学报,2013,14(2):249-256
Hu B L, Yang P, Wan Y, Li X, Luo S Y, Luo X D, Xie J K. Comprehensive assessment of drought resistance of BILs population derived from Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff) at seedling stage and its genetic analysis. Journal of Plant

- Genetic Resources, 2013, 14(2): 249-256
- [23] 谢季坚. 农业科学中的模糊数学方法. 武汉: 华中理工大学出版社, 1993: 99-193
Xie J J. Fuzzy mathematics in agricultural science. Wuhan: Huazhong university of science and technology publishing house, 1993: 99-193
- [24] 周永学, 苏晓华, 樊军锋, 刘永红, 高建社. 引种欧洲黑杨无性系苗期生长测定与选择. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2004, 32(10): 102-106
Zhou Y X, Su X H, Fan J F, Liu Y H, Gao J S. Growth determination and selection of introduced *Populus nigra* clones in seedling stage. Journal of Northwest Sci-tech University of Agricultural and Forestry: Natural Science Edition, 2004, 32(10): 102-106
- [25] Wang W, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 2003, 218: 1-14
- [26] Zhang X, Zang R, Li C. Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science*, 2004, 166: 791-797
- [27] Yin C Y, Wang X, Duan B L, Luo J X, Li C Y. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus*, species as affected by water stress. *Environmental Experimental Botany*, 2005, 53: 315-322
- [28] Anjum S A, Xie X Y, Wang L C, Saleem M, Man C, Lei W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6: 2026-2032
- [29] Lee T Y, Je S M, Kwak M J, Akhmadi K, Tumurbaatar E, Khaine I, Lee H, Jang J Y, Kim H N, Ahn H J, Woo S Y. Physiological responses of *Populus sibirica* to different irrigation regimes or reforestation in arid area. *South African Journal of Botany*, 2017, 112: 329-335
- [30] Vanlerberghe G C, Martyn G D, Dahal K. Alternative oxidase: a respiratory electron transport chain pathway essential for maintaining photosynthetic performance during drought stress. *Physiologia Plantarum*, 2016, 157: 322-337
- [31] Yin C Y, Peng Y H, Zang R G, Zhu Y P, Li C Y. Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123: 445-451
- [32] 李禄军, 蒋志荣, 李正平, 邵玲玲. 3 树种抗旱性的综合评价及其抗旱指标的选取. 水土保持研究, 2006, 13(6): 253-254
Li L J, Jiang Z R, Li Z P, Shao L L. Comprehensive evaluation on drought resistance of three tree species and the choice of drought resistance indexes. *Research of Soil and Water Conservation*, 2006, 13(6): 253-254
- [33] 王兴荣, 张彦军, 李玥, 刘天鹏, 张金福, 祁旭升. 干旱胁迫对大豆生长的影响及抗旱性评价方法与指标筛选. 植物遗传资源学报, 2018, 19(1): 49-56
Wang X R, Zhang Y J, Li Y, Liu T P, Zhang J F, Qi X S. Effect of drought stress on growth and screening methods and indexes for drought-resistance in soybean. *Journal of Plant Genetic Resource*, 2018, 19(1): 49-56
- [34] 张文英, 智慧, 柳斌辉, 彭海成, 李伟, 王永芳, 李海权, 栗雨勤, 刁现民. 谷子全生育期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选. 植物遗传资源学报, 2010, 11(5): 560-565
Zhang W Y, Zhi H, Liu B H, Peng H C, Li W, Wang Y F, Li H Q, Li Y Q, Diao X M. Indexes screening for drought resistance test of foxtail millet. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2010, 11(5): 560-565
- [35] 董孔军, 刘天鹏, 何继红, 任瑞玉, 张磊, 杨天育. 糜子育成品种抗旱性评价与鉴定指标筛选. 植物遗传资源学报, 2015, 16(5): 968-975
Dong K J, Liu T P, He J H, Ren R Y, Zhang L, Yang T Y. Evaluation and identification index selection on the drought resistance of broomcorn millet elite cultivars at seeding stage. *Journal of Plant Genetic Resource*, 2015, 16(5): 968-975
- [36] Hoecker N, Keller B, Piepho H, Hochholdinger F. Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theoretical Applied Genetics*, 2006, 112: 421-429
- [37] Bruce A B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science*, 1910, 32: 627-628
- [38] Crow J F. Alternative hypothesis of hybrid vigor. *Genetics*, 1948, 33: 477-487
- [39] Semel Y, Nissenbaum J, Menda N, Zinder M, Krieger U, Issman N, Pleban T, Lippman Z B, Gur A, Zamir D. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2006, 103: 12981-12986
- [40] East E M. Heterosis. *Genetics*, 1936, 21: 375
- [41] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 834-849
- [42] Susiluoto S, Berninger F. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*. *Silva Fennica*, 2007, 41: 221-233
- [43] He F, Wang H L, Li H G, Su Y Y, Li S, Yang Y L, Feng C H, Yin W L, Xia X L. PeCHYR1, a ubiquitin E3 ligase from *Populus euphratica*, enhances drought tolerance via ABA-induced stomatal closure by ROS production in *Populus*. *Plant Biotechnology Journal*, DOI: 10.1111/pbi.12893
- [44] Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, Karanov E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 1337-1344
- [45] 尹春英, 李春阳. 杨树抗旱性研究进展. 应用与环境生物学报, 2003, 9(6): 662-668
Yin C Y, Li C Y. Advance in research on drought resistance of *Populus*. *Chinese Journal of Applied and Environment Biology*, 2003, 9(6): 662-668
- [46] Xu X, Yang F, Xiao X, Sheng Z, Helen K, Chun Y L. Sex-specific response of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31: 850-860