北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

寒旱逆境下不同类型转基因小黑杨生长差异与评价

王木廷 胡一杰 董新宇 刘杰 张杰 姜静 李慧玉

Growth differences and evaluation of different types of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* under cold and drought stress

Wang Muting, Hu Yijie, Dong Xinyu, Liu Jie, Zhang Jie, Jiang Jing, Li Huiyu

引用本文:
王木廷, 胡一杰, 董新宇, 刘杰, 张杰, 姜静, 李慧玉. 寒旱逆境下不同类型转基因小黑杨生长差异与评价[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):155–164. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250344
Wang Muting, Hu Yijie, Dong Xinyu, Liu Jie, Zhang Jie, Jiang Jing, Li Huiyu. Growth differences and evaluation of different types of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* under cold and drought stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):155–164. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250344

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250344

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

继代培养14年的转*AhDREB*1基因毛白杨环境释放的安全性评价
Safety evaluation of environmental release of transgenic *Populus tomentosa* with *AhDREB*1 gene after 14 years of subculture
北京林业大学学报, 2025, 47(9): 90–98. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250081

基于beta回归的迎春5号杨树树干密度混合效应模型
Mixed effect model of stem density of *Populus nigra* × *P. simonii* based on beta regression
北京林业大学学报, 2023, 45(5): 67–78. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220450

胡杨*PeHINT*2过表达提高植物耐盐性
Overexpression of *Populus euphratica PeHINT*2 to enhance plant salt tolerance
北京林业大学学报, 2025, 47(10): 96–107. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250262

基于转基因741杨与新疆杨杂交创制抗虫非整倍体毛白杨新种质
Creating a new germplasm of aneuploid *Populus tomentosa* with insect-resistance based on hybridization of transgenic 741 poplar and *P. alba* var. *pyramidalis*
北京林业大学学报, 2024, 46(12): 92–102. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240021

油松*PtDof*基因家族鉴定与*PtDof*1基因响应低温胁迫的功能分析
Identification of *PtDof* gene family and functional analysis of *PtDof*1 gene in response to low temperature stress in *Pinus tabuliformis*
北京林业大学学报, 2025, 47(10): 84–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250179

杨树*HSF*家族基因生物信息学与胁迫应答表达分析
Bioinformatics and stress response expression analysis of poplar *HSF* family genes
北京林业大学学报, 2021, 43(2): 34–45. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200159

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250344

寒旱逆境下不同类型转基因小黑杨生长差异与评价

王木廷[1] 胡一杰[1] 董新宇[2] 刘 杰[1] 张 杰[1] 姜 静[1] 李慧玉[1]
（1. 东北林业大学林木遗传育种全国重点实验室，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 黑龙江省林业与草原局调查规划设计院牡丹江院，黑龙江 牡丹江 157000）

摘要:【目的】评价转 *TaLEA*、*betA* 及 *PsnWRKY70* 基因小黑杨无性系在寒旱逆境下的生长适应性及生理响应机制，筛选兼具速生与高抗逆性的优良转基因株系，以期为我国寒旱地区杨树抗逆育种提供优良候选材料。**【方法】**在黑龙江省错海林场（寒温带半干旱气候）营建转基因小黑杨环境释放试验林，对 5 年生 *TaLEA* 过表达、*betA* 过表达、*PsnWRKY70* 过表达及抑制表达 4 类转基因小黑杨与野生型对照进行田间观测。测定树高、胸径、材积和保存率等生长指标，并于典型干旱期采样，分析丙二醛（MDA）含量、超氧化物歧化酶（SOD）活性、过氧化氢（H_2O_2）含量及气孔密度等生理指标。采用方差分析、多重比较和隶属函数法对不同转基因类型株系进行综合评价与筛选。**【结果】**参试无性系在树高、胸径、材积和保存率等方面均存在显著差异（$P < 0.05$）。以综合评价值 ≥ 0.70 为筛选阈值，共选出 4 个优良无性系，包括 3 个 *PsnWRKY70* 抑制表达（b23、b17、b15）和 1 个 *TaLEA* 过表达（XL-7）小黑杨无性系。其中，b23 无性系表现最优，树高达 6.14 m，保存率为 72.5%；该株系在干旱条件下 MDA 含量低、SOD 活性高、H_2O_2 积累少、叶片气孔密度小，表现出较强的氧化胁迫抗性和水分保持能力。XL-7 无性系在生长与抗逆性方面也显著优于对照。**【结论】***PsnWRKY70* 抑制表达可显著增强小黑杨在寒旱地区的田间生长与存活能力，其主要作用机制与抗氧化能力的提升和细胞膜稳定性增强密切相关。本研究筛选出的 b23、b17、b15 和 XL-7 等转基因小黑杨优良无性系，兼具速生性与高抗逆性，为寒旱地区杨树抗逆育种提供了具有应用潜力的新种质。

关键词：转基因小黑杨；*PsnWRKY70*；*TaLEA*；*betA*；寒旱逆境；生长差异；抗逆育种
中图分类号：S792.11 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)02−0155−10
引文格式：王木廷，胡一杰，董新宇，等. 寒旱逆境下不同类型转基因小黑杨生长差异与评价［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：155−164. Wang Muting, Hu Yijie, Dong Xinyu, et al. Growth differences and evaluation of different types of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* under cold and drought stress［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 155−164.

Growth differences and evaluation of different types of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* under cold and drought stress

Wang Muting[1] Hu Yijie[1] Dong Xinyu[2] Liu Jie[1] Zhang Jie[1] Jiang Jing[1] Li Huiyu[1]
(1. National Key Laboratory of Forest Tree Genetic Breeding Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 2. Mudanjiang Branch of Survey, Planning and Design Institute, Heilongjiang Provincial Forestry and Grassland Bureau, Mudanjiang 157000, Heilongjiang, China)

Abstract: ［**Objective**］This study aimed to evaluate the growth adaptability and physiological response mechanisms of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* clones (with *TaLEA*, *betA*, and *PsnWRKY70* genes) under cold and drought stress, to screen genotypes combining fast growth with high stress resistance, thereby providing candidate materials for poplar breeding in cold and arid regions of China. ［**Method**］An environmental release trial was established at Cuohai Forest Farm in Heilongjiang Province (cold-temperate,

收稿日期: 2025−09−07 **修回日期:** 2025−10−31
基金项目: 农业生物育种国家科技重大专项（2023ZD04056）。
第一作者: 王木廷。主要研究方向：林木遗传育种。Email：wmt0303@126.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。
责任作者: 李慧玉，教授。主要研究方向：林木遗传育种。Email：lihuiyu2017@126.com 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

semi-arid climate). Field observations were conducted on 5-year-old transgenic lines and wild-type (WT) controls. Growth traits including tree height, diameter at breast height (DBH), stem volume, and survival rate were measured. During the typical drought period, physiological indicators including malondialdehyde (MDA) content, superoxide dismutase (SOD) activity, hydrogen peroxide (H_2O_2) content, and stomatal density were analyzed. Analysis of variance (ANOVA), multiple comparisons, and the membership function method were used for comprehensive evaluation and selection. [**Result**] There were significant differences ($P < 0.05$) in tree height, DBH, volume, and survival rate among the tested clones. With a comprehensive evaluation value ⩾ 0.70 as the screening threshold, 4 excellent clones were selected, including 3 *PsnWRKY*70 suppression expression clones (b23, b17, b15) and 1 *TaLEA* overexpression clone (XL-7). Among them, clone b23 performed the best, with a tree height of 6.14 m and a survival rate of 72.5%. Under drought conditions, clone b23 exhibited low MDA content, high SOD activity, low H_2O_2 accumulation, and low leaf stomatal density, showing strong resistance to oxidative stress and water retention capacity. Clone XL-7 also showed significantly better growth and stress resistance than the control. [**Conclusion**] Suppressing *PsnWRKY*70 expression significantly enhance the field growth and survival ability of *Populus simonii* × *Populus nigra* in cold and arid conditions, primarily by boosting antioxidant capacity and cell membrane stability. The selected transgenic clones (b23, b17, b15, and XL-7), combining fast growth with high stress resistance, provide promising new germplasm for stress-resistant poplar breeding in cold, arid regions.

Key words: transgenic *Populus simonii* × *P. nigra*; *PsnWRKY*70; *TaLEA*; *betA*; cold and drought stress; growth difference; stress-resistant breeding

小黑杨(*Populus simonii* × *P. nigra*)是我国东北地区重要的杨树杂交种，因其生长迅速、材质优良、适应性强，被广泛用于防护林、用材林和城乡绿化，具有重要的生态与经济价值。该杂交种结合了母本小叶杨(*P. simonii*)的耐寒耐旱特性与父本欧洲黑杨(*P. nigra*)的速生抗病能力，在我国寒温带、半干旱及轻度盐碱地区表现出较好的造林适应性。然而，随着全球气候变化加剧，极端低温、季节性干旱等逆境情况频发，小黑杨的成活与生长面临严峻挑战，需通过遗传改良提升其复合抗逆能力[1−2]。

近年来，通过转基因技术将外源功能基因导入小黑杨，已成为增强其在不良环境下适应能力的有效手段[3−4]。例如，转 *TaLEA* 基因、转 *betA* 基因及转 *PsnWRKY*70 基因的小黑杨，均在不同逆境条件下表现出优越的适应性。*TaLEA* 基因能够编码晚期胚胎丰富蛋白(LEA)，该蛋白可增强细胞膜稳定性与水分保持能力，并通过稳定蛋白质功能及清除活性氧等机制提高植物的抗逆性[5]。前期研究[6]表明，转 *TaLEA* 基因小黑杨不仅在抗旱与耐盐性方面显著提升，其抗寒性也表现突出。在 11 个转基因小黑杨无性系的低温胁迫实验中，大部分株系的丙二醛含量显著低于野生型，表明其细胞膜受损程度减轻；同时，转 *TaLEA* 基因株系的冷害指数普遍较低，说明 *LEA* 基因能够有效减轻低温对细胞膜的伤害[7]。田间试验进一步证实，部分转 *TaLEA* 基因小黑杨在高寒和干旱条件下具有较高的存活率和生长量，体现出转基因小黑杨抗逆性与生长性能的协同提升潜力[8]。*betA* 基因可编码胆碱脱氢酶，参与催化甘氨酸甜菜碱的合成，从而增强细胞的渗透调节能力。该基因在物种间功能较为保守，例如，在玉米(*Zea mays*)与棉花(*Gossypium* spp.)中导入来源于大肠杆菌的 *betA* 基因后，转基因植株中甘氨酸甜菜碱积累显著增加，在低温胁迫下表现出更高的发芽率与幼苗生长速率，并能通过缓解膜损伤和维持光合系统稳定性来增强耐寒性[9−10]。此外，*betA* 基因的导入不仅提高了植物对低温的适应能力，也显著增强了其抗旱及耐盐碱能力。转基因 *betA* 小黑杨不仅具有显著的耐盐性，在田间条件下还表现出对干旱胁迫的协同抗性，说明 *betA* 的渗透调节机制在多种非生物胁迫中具有广谱作用[11−12]。*PsnWRKY*70 是 WRKY 转录因子家族的重要成员，在植物响应生物与非生物胁迫过程中起关键调控作用。该基因在杨树中的功能呈现复杂性：过表达 *PsnWRKY*70 能够增强苗期小黑杨对链格孢菌(*Alternaria alternata*)引起的叶枯病的抗性；相反，抑制其表达则能够提高植株耐盐性，表明 *PsnWRKY*70 在不同胁迫条件下具有双向调控特性[13−14]。进一步研究发现，WRKY 类转录因子在多种植物如苹果(*Malus domestica*)[15]、金橘(*Fortunella crassifolia*)[16]、山桃(*Prunus davidiana*)[17]、罗浮槭(*Acer fabri*)[18]和梅花(*Prunus mume*)[19]中均参与干

旱、低温及盐胁迫应答过程。但是，目前尚未在田间条件下开展 *PsnWRKY70* 转基因小黑杨的抗旱耐寒性研究，基于 *WRKY70* 在近缘物种中的功能保守性，推测 *PsnWRKY70* 可能通过类似的分子机制参与杨树的干旱与低温响应。这为进一步探索 *PsnWRKY70* 基因在杨树抗逆调控过程中的潜在功能提供了理论依据。

尽管已有研究证实了转 *TaLEA*、*betA*、*PsnWRKY70* 过表达及抑制表达这 4 类转基因株系在特定胁迫条件下的抗逆潜力，但目前相关研究仍多集中于基因功能验证或苗期抗性鉴定阶段，而将上述不同遗传改良策略的株系置于同一典型寒旱逆境下，进行系统性的田间生长适应性对比与综合评价，迄今尚缺乏。这一不足导致难以准确评估不同基因型在实际复杂逆境中的相对优势及其综合育种潜力，也制约了优良基因型向育种应用的高效转化。因此，在自然逆境下对转基因植株开展多年田间生长期观测，并综合生长与生理指标进行多维评价，对于筛选兼具速生性和高抗逆性的实用型材料，阐明其田间适应机制具有关键意义，也是连接基因工程研究与林业生产实践的重要桥梁。

错海林场地处寒温带半干旱地区，冬季寒冷、生长季短、季节性水分匮乏，这为评价转基因小黑杨的抗逆性与适应性提供了理想的自然寒旱逆境筛选条件。本研究在该地区建立了上述 *TaLEA*、*betA*、*PsnWRKY70* 过表达以及 *PsnWRKY70* 抑制表达 4 类转基因小黑杨的环境释放试验林，于栽植 5 年后系统调查不同无性系的树高、胸径、材积及保存率等生长指标，并结合关键生理抗性指标进行综合分析，旨在明确导入不同基因的小黑杨在自然胁迫环境下的生长表现与生存能力，筛选出适应寒、旱复合胁迫，并兼具速生性、高抗逆性的潜力新材料，为我国寒旱地区生态安全保障、林业可持续发展及应对全球气候变化提供优质的造林种质支撑。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况与试验材料

试验地位于黑龙江省齐齐哈尔市龙江县错海林场（47°55′N，124°25′E），海拔约为 340 m。该地区属温带大陆性季风气候，年均气温约 5.16 ℃，年均日照时数约 2 790.74 h，光照条件较充足，年均降水量约为 450 mm，降水季节分配不均，其中 6—9 月降水量可占全年总量的 70% 以上，土壤类型为暗棕壤，pH 值在 7.35 左右。该区域冬季寒冷漫长，夏季温暖但降水集中，四季变化显著，整体呈现半干旱气候特征，生长季短，降水集中且年际变率大，形成了显著的寒旱复合逆境环境，对林木成活与生长构成持续胁迫。试验期间（2019—2024 年）的气候因子数据见表 1。造林后，所有植株均依靠自然降水生长，未进行人工灌溉，这进一步强化了寒旱胁迫的田间真实性。

本研究的试验材料包括转 *TaLEA* 过表达无性系（XL-1、XL-7、XL-9、XL-13）、转 *betA* 过表达无性系（T1、T6、T8、T33、T43）、转 *PsnWRKY70* 过表达无性系（a1、a3）与 *PsnWRKY70* 抑制表达无性系（b11、b15、b17、b20、b23、b26），因其受体野生型小黑杨来源不同，为准确评估各外源基因的遗传效应，分别设置对应的非转基因野生型对照。*TaLEA* 过表达无性系与转 *PsnWRKY70*（过表达与抑制表达）基因小黑杨的受体材料来源于本团队通过花药培养获得的小黑杨花粉植株[20–21]，其非转基因对照分别命名为 XCK 和 WCK；*betA* 过表达无性系小黑杨的受体来源于东北林业大学校园内优良小黑杨单株[22]，其非转基因对照命名为 BCK。

1.2　研究方法

1.2.1　试验设计

为系统评价不同转基因小黑杨无性系在自然寒旱逆境下的长期适应性与生长稳定性，本研究于 2019 年 4 月末在黑龙江省错海林场营建环境释放试验林。将上述 4 种转基因株系以及对照株系采用随机区组设计，设置 10 株小区，单行排列，4 次重复，株行距为 2 m × 4 m[23]，所有苗木定植后依赖自然降水生长，未进行人工灌溉，以维持真实的寒旱胁迫环境。于 2023 年秋季对试验林进行全林调查，获取长期生长数据，进行后续生理指标测定及综合性评价。

1.2.2　生长指标测定与遗传参数分析

本研究选取树高、胸径、材积、树干通直度、保存率 5 个生长指标来表征栽植 5 年后不同小黑杨转基因株系和对照株系在自然寒旱逆境下的生长状况，并同步估算各性状的无性系重复力、均值、变幅及变异系数，进而对比分析其寒旱逆境中的生长差异。

表 1　2019—2024 年份试验地主要气候因子

Tab. 1　Main climatic factors at the experimental site from 2019 to 2024

年份	最低温度/℃	降水量/mm	蒸发量/mm
2019	−26.7	579	689
2020	−32.6	498	680
2021	−27.8	628	660
2022	−30.0	532	685
2023	−30.0	480	729
2024	−30.0	470	719

注：降水数据来自 Ventusky 平台（https://www.ventusky.com/），并通过其在线可视化界面获取。下同。

其中，树高(H)采用塔尺测量；胸径(D)为使用胸径尺测量的距地面 1.3 m 处的茎干直径，材积(V)计算公式[24]如下。

$$V = 0.000\,730\,584\,099 - 0.000\,040\,168\,020\,5D^2 + 0.000\,034\,384\,964\,4D^2H + 0.000\,337\,503\,207H + 0.000\,002\,052\,761\,11DH^2$$

树干通直度采用 4 级分类法评定，通直度越大，表示树干形态越通直。评价标准如下：I 级(赋值 4)，树干完全挺直；II 级(赋值 3)，树干轻微弯曲，仅存在 1 个弯；III 级(赋值 2)，树干明显弯曲，具有 2 个弯；IV 级(赋值 1)，树干严重弯曲或畸形，存在扭曲、分叉等严重形态缺陷。保存率为成活株数与定植株数的百分比，可衡量不同小黑杨株系在寒旱逆境下的田间适应性与长期生存能力。

1.2.3 参试无性系各性状隶属函数值及综合评价

为进一步实现多性状协同选择，综合考量各无性系在不同生长性状上的表现，避免单一性状选择可能带来的偏差，本研究采用隶属函数法结合熵权法[25]，对参试无性系进行多性状综合评价。利用隶属函数将各性状的均值进行标准化处理，为了科学赋予各性状权重，运用主成分分析方法求算各性状的权重值，最后计算出各个无性系在该地点的综合得分，筛选出综合性状优良的转基因无性系。

1.2.4 生理指标测定

2024 年 7 月 24 日上午 9:00—11:00 期间对 20 个参试无性系进行叶片采样，为准确评估各无性系的遗传特性，最大限度降低因林间“天窗”造成的微环境异质性干扰，采样遵循“在完整林分中选取正常植株”的原则，明确避开了“天窗”边缘及可能受其直接影响的植株，确保所有样品均取自林分结构完整、生长正常的区域。具体方法为每个区组中，各无性系随机选取 3 株，在每株树冠南侧中上部采集 5～8 片成熟叶片，将同一无性系所有叶片样品混合为一个样本。采样日期之前连续 7 日(2024 年 7 月 17 日—24 日)无降水，0.2 < 土壤湿度指数 < 0.6，为中度干旱、轻度干旱/偏旱，形成一个自然干旱的胁迫环境(表 2)。

为了评价不同株系在干旱环境中的响应情况，评估其抗氧化能力，对其关键抗性指标丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性及过氧化氢(H_2O_2)含量进行测定，每个混合样本均使用梦犀生物公司试剂盒重复测定 3 次。此外，选取气孔密度来评价植物在干旱逆境下的水分利用效率和光合能力。具体测定方法为在每个区组中，各无性系随机选取 3 株，采样原则同上，每株采集 5 片成熟叶。采用透明指甲油均匀涂抹叶片中间部位的下表皮以固定气孔，待指甲油完全干燥后，将透明胶带平整粘贴于涂抹区域，确保完全覆盖。轻压使其充分贴合后，小心揭下胶带，贴于载玻片上，加盖盖玻片，于 20 倍光学显微镜下，每个装片随机选取 5 个视野统计单位面积气孔数量，取其平均值作为该样品的气孔密度值[26]。本试验中，每个无性系每株测定 3 片叶(即 3 个独立生物重复)。

1.3 数据分析

采用 SPSS26.0 软件进行数据统计，以无性系为固定因子，对生长指标和生理指标进行单因素方差分析，当方差分析表明无性系效应达到显著水平($P < 0.05$)时，进一步使用 Duncan's 新复极差法(DMRT)在 $\alpha = 0.05$ 水平上进行无性系间的多重比较。

2 结果与分析

2.1 生长性状差异及遗传参数分析

参试无性系生长性状差异及遗传参数分析结果

表 2 2024 年 7 月 17 日—24 日土壤条件与气候因子数据

Tab. 2 Data on soil conditions and climatic factors from July 17 to 24 in 2024

日期	土壤湿度指数	体积土壤湿度/($m^3 \cdot m^{-3}$)	气温/℃	降水量/mm	露点温度/℃	空气湿度/%
2024-07-17	0.450 9	0.276 0	22.5	0	20	50
2024-07-18	0.407 2	0.266 7	27	0	18	50
2024-07-19	0.348 0	0.250 0	26	0	19	40
2024-07-20			28	0	22	80
2024-07-21	0.330 0	0.247 9	28	0	17	30
2024-07-22	0.302 8	0.242 2	29	0	18	30
2024-07-23			29	0	18	40
2024-07-24	0.250 0	0.240 0	30	0	16	30

注：0.2 ≤ 土壤湿度指数 < 0.4为中度干旱；0.4 ≤ 土壤湿度指数 < 0.6为轻度干旱/偏旱；土壤相关数据来源于曾江源等[27]。2024-07-20与2024-07-23因数据获取平台当日未提供相关信息，导致土壤湿度指数与体积土壤湿度数据缺失。

（表 3）表明，树高、胸径、材积、通直度和保存率在无性系间均存在显著遗传差异（$P < 0.05$），说明这些生长性状具有较为稳定的遗传变异基础，可作为无性系选育的重要依据。遗传参数分析显示，树高、胸径和材积的重复力均高于 53.00%，反映出这些性状受遗传控制程度较高，利用其进行选择具有较高的可靠性。相比之下，保存率的重复力仅为 12.05%，说明其受遗传控制的程度较低。从变异系数来看，材积与保存率均表现出较高的变异水平，分别为 49.06% 和 48.36%，表明参试无性系群体在这两个性状上具有较大的改良潜力。进一步结合重复力分析可知，材积的高变异主要由遗传因素主导，而保存率的高变异则更多归因于环境因素的影响，更容易受到局部土壤条件、水分状况、病虫害等微环境随机因素的干扰。因此，虽然保存率在无性系间存在显著差异（$P < 0.05$），但是直接依据保存率进行基因型筛选的可行性与重复性较差。

2.2　参试无性系各性状的多重比较

参试无性系各生长性状的多重比较分析结果（表 4）显示，*PsnWRKY70* 抑制表达无性系 b23、b17 及 *TaLEA* 过表达无性系 XL-7 在树高、胸径及材积性状上均表现最优，大多显著高于对照小黑杨（WCK 和 XCK）。从保存率来看，*PsnWRKY70* 抑制表达无性系 b23、b26、b11 和 b15 的保存率最为稳定，保存率均不低于 60.00%，而在树高、胸径及材积等方面生长表现较好的无性系 XL-7 和 b17 保存率均相对较低。在树干通直度方面，所有参试无性系评分介于 2.20 ~ 3.30 之间，且 4 类转基因小黑杨无性系间的差异不显著，说明不同外源基因的导入并未对树干通直度产生显著影响。综上，在自然寒旱逆境下的试验表明，*PsnWRKY70* 抑制表达小黑杨 b23、b17 株系的生长适应性优于 *betA* 过表达小黑杨，同时 *TaLEA* 过表达无性系 XL-7 也表现出优良的生长性能。

2.3　参试无性系各性状隶属函数值及综合评价

本研究采用隶属函数法结合熵权法，进一步对参试无性系进行多性状综合评价。通过熵权法计算得出各生长性状的权重，树高、胸径、材积、保存率分别为 28.38%、29.09%、30.13% 和 12.40%。将各性状的标准化隶属函数值与其对应的权重相乘并累加，得到各无性系的综合评价值（表 5）。以综合评价值 ≥ 0.70 为筛选阈值，共选出 4 个综合性状优良的转基因无性系，分别为 *PsnWRKY70* 抑制表达无性系 b23、b17、b15 和 *TaLEA* 过表达无性系 XL-7，与上述生长性状多重比较结果大致重合。

进一步分析发现，在入选的 *PsnWRKY70* 抑制表达无性系（b23、b17、b15）中，b23 综合表现最优，其树高均值为 6.14 m，保存率均值达 72.5%，且树干通直度较高（表 4），在全试验林中居首位，表现出对自然寒旱逆境的高度适应能力。无性系 b17 在材积指标上表现最佳，达 0.014 1 m^3，表明其生长潜力突出，但保存率相对较低（(37.50 ± 20.62)%），XL-7 作为 *TaLEA* 过表达小黑杨类型中综合表现最优的无性系，在生长指标方面同样显著优于对照。

2.4　抗性生理指标分析

采集在自然干旱胁迫环境下（采样日期之前连

表 3　参试无性系主要性状方差分析及遗传参数

Tab. 3　Analysis of variance and genetic parameters for main traits of tested clones

生长性状	变异来源	自由度	均方	*F*	*P*	重复力/%	均值	变幅	变异系数/%
树高/m	无性系	19	2.055	2.886	1.00×10^{-4}**	65.35	5.45	2.10 ~ 7.90	19.23
	区组	3	12.555	17.631	$1.308\,9 \times 10^{-11}$**				
	无性系 × 区组	52	1.716	2.409	3.00×10^{-6}**				
胸径/cm	无性系	19	3.737	1.947	0.011*	53.55	6.66	2.10 ~ 10.50	23.50
	区组	3	18.820	9.803	4.00×10^{-6}**				
	无性系 × 区组	52	3.877	2.019	1.73×10^{-4}**				
材积/m^3	无性系	19	4.136×10^{-5}	2.430	0.002**	58.85	0.010 1	0.001 8 ~ 0.014 1	49.06
	区组	3	2.090×10^{-4}	11.783	$2.799\,2 \times 10^{-9}$**				
	无性系 × 区组	52	3.296×10^{-5}	1.937	4.00×10^{-5}**				
树干通直度	无性系	19	1.104	1.686	0.04*	40.69	3.01	1.00 ~ 4.00	28.74
	区组	3	6.403	9.777	$3.294\,2 \times 10^{-8}$**				
	无性系 × 区组	52	0.621	0.948	0.58				
保存率/%	无性系	19	464.586	1.946	0.03*	12.05	48.13	25.00 ~ 72.50	48.36

注：*表示差异达到显著水平（$P < 0.05$）；**表示差异达到极显著水平（$P < 0.01$）。下同。

表 4 参试无性系各生长性状多重比较

Tab. 4 Multiple comparisons of different growth traits in tested clones

无性系	树高/m	无性系	胸径/cm	无性系	材积/m^3	无性系	保存率/%	无性系	树干通直度
b23	6.14 ± 1.05a	b17	7.63 ± 1.75a	b17	0.014 1 ± 0.006 6a	b23	72.50 ± 27.54a	b23	3.30 ± 0.75a
b17	6.13 ± 1.06a	XL-7	7.46 ± 1.18ab	b23	0.013 2 ± 0.005 8ab	b26	70.00 ± 8.17ab	T1	3.29 ± 0.85a
T43	5.85 ± 0.68ab	b23	7.38 ± 1.56abc	XL-7	0.011 8 ± 0.003 8abc	b11	67.50 ± 22.17ab	T33	3.23 ± 0.93a
b26	5.71 ± 0.73ab	b15	7.29 ± 0.93abc	T1	0.011 5 ± 0.006 6abcd	b15	60.00 ± 18.26abc	XL-9	3.21 ± 0.80a
b15	5.70 ± 0.58ab	XL-13	7.25 ± 1.77abcd	b15	0.011 3 ± 0.003 7abcd	WCK	57.50 ± 38.62abc	T6	3.20 ± 0.79a
XL-7	5.69 ± 0.62ab	b11	6.99 ± 1.76abce	XL-13	0.011 1 ± 0.004 9abcd	b20	52.50 ± 22.17abc	XL-7	3.18 ± 0.801a
a1	5.66 ± 0.96ab	b26	6.94 ± 1.28abcde	b11	0.011 0 ± 0.006 1abcd	XCK	52.50 ± 15.00abc	b26	3.15 ± 0.67ab
T1	5.60 ± 1.26ab	T43	6.94 ± 0.69abcde	b26	0.010 8 ± 0.003 9abcd	a3	47.50 ± 20.62abc	T8	3.13 ± 0.74ab
WCK	5.50 ± 0.73abc	T1	6.81 ± 2.16abcde	T43	0.010 8 ± 0.002 6abcd	XL-1	47.50 ± 17.08abc	T43	3.12 ± 0.99ab
b11	5.40 ± 1.34bcd	b20	6.49 ± 1.33abcdef	b20	0.009 6 ± 0.005 3bcde	XL-7	47.50 ± 20.61abc	b17	3.08 ± 0.76ab
XL-13	5.39 ± 0.86bcd	T8	6.47 ± 1.48abcdef	a1	0.009 2 ± 0.003 6cde	T43	45.00 ± 10.00abc	a3	3.07 ± 1.03ab
T33	5.32 ± 0.60bcd	XL-9	6.42 ± 1.27bcdef	T8	0.008 9 ± 0.003 7cde	T1	42.50 ± 9.57abc	b15	3.07 ± 0.80ab
BCK	5.28 ± 0.49bcd	T33	6.33 ± 0.83bcdef	XL-9	0.008 7 ± 0.003 5cde	T8	42.50 ± 5.00abc	a1	3.00 ± 1.00ab
a3	5.25 ± 0.85bcd	T6	6.26 ± 1.43cdef	T33	0.008 5 ± 0.002 4cde	XL-13	42.50 ± 22.17abc	XL-1	3.00 ± 0.69ab
T8	5.22 ± 0.53bcd	a1	6.22 ± 1.22cdef	T6	0.008 5 ± 0.003 4cde	T33	40.00 ± 25.82abc	XL-13	3.00 ± 0.87ab
b20	5.19 ± 1.36bcd	BCK	6.10 ± 1.71def	a3	0.008 4 ± 0.003 6cde	a1	37.50 ± 33.04bc	b11	2.93 ± 0.78ab
T6	5.18 ± 0.91bcd	a3	6.08 ± 1.44def	BCK	0.008 4 ± 0.003 3cde	b17	37.50 ± 20.62bc	b20	2.79 ± 0.79abc
XL-9	5.14 ± 0.86bcd	WCK	5.87 ± 1.28ef	WCK	0.008 2 ± 0.002 4cde	BCK	37.50 ± 28.72bc	BCK	2.78 ± 0.97abc
XL-1	4.79 ± 1.12cd	XL-1	5.87 ± 1.58ef	XL-1	0.007 6 ± 0.004 3de	XL-9	37.50 ± 30.96bc	XCK	2.43 ± 1.03bc
XCK	4.72 ± 1.47d	XCK	5.37 ± 1.67f	XCK	0.006 7 ± 0.004 4e	T6	25.00 ± 31.091c	WCK	2.20 ± 0.94c

注：同列不同小写字母表示不同株系在$P < 0.05$水平上差异显著。

表 5 参试无性系各性状隶属函数值及综合评价

Tab. 5 Membership function values and comprehensive evaluation of traits in tested clones

无性系	树高	胸径	材积	保存率	综合评价值
b23	1.00	0.89	0.88	1.00	0.93
b17	0.99	1.00	1.00	0.26	0.91
XL-7	0.68	0.93	0.69	0.47	0.73
b15	0.69	0.85	0.63	0.74	0.72
b26	0.70	0.69	0.55	0.95	0.68
T43	0.80	0.69	0.55	0.42	0.64
b11	0.48	0.71	0.59	0.89	0.63
T1	0.62	0.64	0.65	0.37	0.60
XL-13	0.47	0.83	0.60	0.37	0.60
a1	0.66	0.38	0.35	0.26	0.44
b20	0.33	0.49	0.34	0.58	0.41
T8	0.35	0.49	0.3	0.37	0.38
WCK	0.55	0.22	0.21	0.68	0.37
T33	0.42	0.43	0.25	0.32	0.36
XL-9	0.30	0.47	0.28	0.26	0.34
a3	0.38	0.32	0.24	0.47	0.33
BCK	0.39	0.32	0.24	0.26	0.31
T6	0.32	0.39	0.25	0.00	0.28
XL-1	0.05	0.22	0.13	0.47	0.17
XCK	0.00	0.00	0.00	0.58	0.07

续 7 d 无降水）不同转基因小黑杨无性系叶片，测定 MDA 含量、SOD 活性、H_2O_2 含量及气孔密度，以进一步在生理水平上揭示不同株系耐旱机制的差异。表 6 显示：在干旱条件下，前文所筛选出的优良无性系 b15、b17、b23 和 XL-7 的 MDA 含量均显著低于对照（WCK 和 XCK），表明这些转基因小黑杨株系在干旱环境下细胞膜损伤较轻，膜结构稳定性更高。选取 SOD 和 H_2O_2 生理指标评估小黑杨抗氧化能力，发现优良无性系 b15、b17、b23 和 XL-7 的 SOD 活性均显著高于对照（WCK 和 XCK），表明入选的转基因小黑杨株系抗氧化能力显著增强。同时，这些优良无性系的 H_2O_2 含量均低于对照，氧化胁迫程度减轻。综上，推测在自然干旱环境条件下，生长表现优异的转基因无性系（b15、b17、b23 和 XL-7）通过提高抗氧化酶活性来减少活性氧积累，有效缓解氧化损伤，耐旱能力显著增强，进而为维持其较高的生长量提供生理基础。

气孔密度是影响植物水分利用效率和光合能力的重要指标。在干旱环境中，较低的气孔密度有助于减少水分蒸腾，提高水分利用效率[28]。试验分析发现，优良无性系 b15、b17、b23 和 XL-7 的气孔密度均低于对照（WCK 和 XCK），这一特性与其较强的抗旱性和良好的生长表现相一致。

3　讨　　论

尽管通过转基因技术改良杨树抗逆性已取得显著进展，但多数研究[6,13,23,29]仍集中于苗期或可控环境下的胁迫响应评估。本研究首次在自然寒旱复合逆境下，系统比较了转 *TaLEA*、*betA* 及 *PsnWRKY70* 基因小黑杨的田间长期适应性与生理响应。研究中关于基因型在田间的适应性排序结果与前人基于苗期或单一胁迫的研究预测结果存在明显差异。例如，*betA* 过表达株系在苗期及盐碱环境中显示出良好的渗透调节潜力[11−12]，但在本试验以干旱和低温为主导的长期自然胁迫下，其生长优势并未显现。相反，*PsnWRKY70* 抑制表达株系则展现出远超预期的田间存活与生长能力。这一方面印证了抗逆基因的功能发挥具有强烈的“环境依赖性”，另一方面也凸显了将候选基因型置于目标生态区真实、复合逆境中进行长期筛选的必要性。本研究建立的“生长−生理”综合评价体系，为从实验室走向田野的杨树抗逆育种提供了关键的中间验证环节和更可靠的筛选依据。

表 6　参试无性系生理抗性指标及气孔密度多重比较

Tab. 6　Multiple comparisons of physiological resistance indices and stomatal density in tested clones

无性系	MDA/（nmol·g^{-1}）	无性系	SOD/（U·g^{-1}）	无性系	H_2O_2/（μmol·g^{-1}）	无性系	气孔密度/（个·mm^{-2}）
WCK	45.79 ± 1.51a	b15	351.78 ± 63.50a	BCK	62.86 ± 2.49a	WCK	177.60 ± 5.86a
XL-1	45.26 ± 1.60ab	b23	303.47 ± 46.59ab	a3	62.69 ± 2.27a	a3	177.00 ± 3.32a
b11	44.99 ± 2.57ab	T43	299.26 ± 64.12ab	T6	58.53 ± 3.27ab	a1	175.80 ± 7.46a
a3	43.12 ± 2.81ab	XL-7	273.05 ± 52.68bc	T33	53.99 ± 3.21bc	BCK	174.40 ± 3.91ab
XCK	41.79 ± 3.72ab	T8	244.52 ± 8.90bcd	a1	51.57 ± 3.40cd	T6	172.00 ± 3.54abc
b26	41.79 ± 0.23ab	T33	236.91 ± 35.09bcde	b11	51.07 ± 5.42cd	T1	166.20 ± 7.43bcd
b20	40.86 ± 2.40abc	b17	233.95 ± 23.42bcde	WCK	49.09 ± 1.78cd	b17	164.60 ± 5.46cd
T6	40.46 ± 2.80abc	T6	223.32 ± 12.19cdef	T1	46.01 ± 1.92d	XL-13	163.60 ± 5.73cd
XL-9	39.66 ± 2.23abcd	T1	214.71 ± 8.01cdef	b17	45.89 ± 4.24d	XCK	158.00 ± 6.12de
a1	39.26 ± 6.40bcd	XL-1	211.37 ± 70.78cdef	XCK	38.78 ± 1.86e	b23	151.40 ± 6.80ef
BCK	35.26 ± 0.69cde	b26	211.00 ± 10.70cdef	b26	37.71 ± 1.04e	XL-7	150.00 ± 6.96ef
XL-13	34.19 ± 1.80def	BCK	199.99 ± 53.94cdef	XL-1	36.65 ± 2.41e	T33	147.80 ± 6.91fg
T33	34.06 ± 1.39def	a1	193.88 ± 61.87def	XL-9	35.20 ± 0.54e	b26	146.60 ± 7.96fg
T1	33.12 ± 3.49ef	XL-9	193.42 ± 36.06def	b23	32.87 ± 1.24ef	XL-1	139.80 ± 1.48gh
XL-7	32.72 ± 4.82ef	XCK	189.47 ± 39.66def	XL-13	28.30 ± 1.13fg	XL-9	137.40 ± 10.26h
b17	31.52 ± 5.33ef	b20	179.09 ± 26.82def	T8	26.48 ± 5.24g	T43	135.80 ± 5.02hi
b23	30.19 ± 2.66ef	XL-13	174.63 ± 16.30def	b20	23.59 ± 6.11g	b20	132.80 ± 2.39hij
T8	28.59 ± 2.60f	a3	165.61 ± 21.75ef	XL-7	22.38 ± 6.35g	b11	132.60 ± 8.38hij
b15	28.32 ± 4.50f	b11	149.90 ± 24.06fg	T43	22.29 ± 3.94g	T8	127.80 ± 6.87ij
T43	21.12 ± 4.55g	WCK	95.38 ± 6.19g	b15	15.26 ± 0.07h	b15	126.60 ± 6.11j

注：MDA. 丙二醛；SOD. 超氧化物歧化酶；H_2O_2. 过氧化氢。

3.1 不同转基因小黑杨寒旱适应性分化及其生理机制

基于连续自然干旱胁迫下的生理测定与生长性状综合评价，本研究揭示了不同转基因小黑杨无性系的寒旱适应性存在显著分化，其根本原因主要源于不同转基因株系在抗逆生理机制上的差异。优良无性系（b15、b17、b23、XL-7）在干旱期均表现出MDA 含量显著降低，SOD 活性显著升高以及 H_2O_2 积累减少的共同趋势（表 6），表明其通过有效维持细胞膜稳定性并增强活性氧清除能力，减轻了氧化损伤，从而为其在树高、胸径和材积等生长性状上的优势提供了关键的生理基础。

深入分析发现，*PsnWRKY*70 抑制表达与 *TaLEA* 过表达株系采用了不同的抗逆策略。*PsnWRKY*70 抑制表达无性系（如 b23）可能通过下调 *PsnWRKY*70 转录因子，解除其对下游抗氧化防御基因的抑制，从而系统性提升 SOD 等抗氧化酶的活性，强化活性氧清除系统，在干旱胁迫中实现生长与抗逆的协同提升。这与该基因在非生物胁迫中常作为负调控因子的功能相符[13]。而 *TaLEA* 过表达无性系 XL-7 则主要依赖于晚期胚胎丰富蛋白（LEA）的膜保护与脱水保护功能[5]，通过直接的物理化学作用稳定细胞结构，从而表现出持续的渗透调节能力和生长优势。这两种策略虽然路径不同，但均在寒旱胁迫下有效实现了植株生理稳定与生长的平衡。

与之相比，所有 *betA* 过表达无性系在本试验中均未达到优良标准。尽管该基因前期[11−12]已被证实可通过合成甘氨酸甜菜碱来增强渗透调节，提高耐盐性，但其核心机制在本研究以低温、干旱为主导的中性土壤逆境中未能充分转化为生长竞争优势。这凸显了抗逆基因功能发挥具有强烈的“环境依赖性”或“胁迫类型特异性”[9]。*betA* 株系的落选并非其缺乏抗逆潜力，而是其优势抗逆通路与本试验地的主导胁迫因子不匹配，导致其生理优势（如个别株系 MDA 含量低）未能有效整合为综合生长优势。

因此，在寒旱逆境下对转基因小黑杨进行综合评价与筛选，必须紧密结合其生理响应机制与田间实际胁迫类型。不同基因型抗逆途径的差异直接决定了其在特定逆境下的适应性表现，这为今后针对不同寒旱胁迫类型开展精准的基因型筛选与配置提供了重要理论依据。

3.2 *PsnWRKY*70 基因的双向调控功能及其在抗逆育种中的启示

本研究证实，在寒旱胁迫下 *PsnWRKY*70 主要起负调控作用，抑制其表达可显著增强小黑杨的抗氧化能力与细胞膜稳定性，进而提升植株的田间存活率与生长量。这一发现不仅深化了对 WRKY 转录因子在木本植物非生物胁迫响应过程中复杂功能的理解[13]。也从实践层面表明，通过对关键调控因子进行精准表达干预，可实现林木生长与抗逆性状的协同改良，这为杨树分子设计育种提供了新策略与直接靶点。

本研究基于寒旱逆境构建的综合评价体系所筛选出的优良转基因无性系（如 b23、XL-7），为同类生态区杨树抗逆育种提供了具有应用潜力的候选材料。然而，本研究仍存在一定局限。由于转基因插入的随机性、受体遗传背景差异及田间环境异质性，不同转基因株系间存在表型与生理指标的分化，这提示在今后的育种应用中，需结合大规模群体筛选与多年多点的稳定性测试，以保障优良性状的可重复性与广适性。此外，试验仅在单一地点进行，所选优良无性系的适应性仍需通过多点区域试验进一步验证；*PsnWRKY*70 下游调控网络及其与其他抗逆通路的互作机制也有待深入解析。未来研究应通过多年多点区域试验，结合分子生物学方法，进一步解析 *PsnWRKY*70 介导的抗逆信号网络，并探索其与 *TaLEA* 等基因的协同效应，为培育广适性抗逆杨树品种提供重要支撑。

4 结　　论

本研究聚焦于全球气候变化加剧背景下，寒旱地区小黑杨所面临的极端低温和季节性干旱等逆境胁迫问题；针对当前杨树抗逆性研究多局限于苗期或可控环境，缺乏多年生系统在自然逆境下田间长期评价的不足，在黑龙江错海林场的典型寒旱逆境区营建了转 *TaLEA*、*betA* 及 *PsnWRKY*70 基因小黑杨的环境释放试验林，通过生长指标测定、干旱期关键生理指标分析以及综合评价等方法，对转 *TaLEA*、*betA* 及 *PsnWRKY*70 基因小黑杨在寒旱逆境下的适应性进行评价。研究得到以下结论。

（1）参试的 4 类小黑杨无性系在树高、胸径、材积及保存率等生长性状上存在显著遗传差异（$P < 0.05$）。以综合评价值 ≥ 0.70 为筛选阈值，共选出 4 个优良无性系，包括 3 个 *PsnWRKY*70 抑制表达无性系（b23、b17、b15）和 1 个 *TaLEA* 过表达无性系（XL-7）。其中 b23 表现最为突出，树高达 6.14 m，保存率为 72.5%。

（2）*PsnWRKY*70 抑制表达可显著增强小黑杨在寒旱环境中的适应能力，其机制与强化抗氧化防御系统及提升细胞膜稳定性密切相关。优良抑制表达无性系在干旱胁迫下表现出较低的 MDA 含量、较高的 SOD 活性、较少的 H_2O_2 积累，同时叶片气孔

密度较小，兼具氧化胁迫抗性与水分保持能力。

（3）不同外源基因型的抗逆适应性存在显著差异：*TaLEA* 过表达无性系 XL-7 在生长与抗逆性上均优于对照；*betA* 过表达无性系因抗逆机制与寒旱胁迫类型不匹配，未入选优良类型；*PsnWRKY70* 基因呈现双向调控特性，过表达不利于其在寒旱环境下存活，而抑制表达则显著提升其适应性。

研究结果为我国寒旱地区杨树抗逆育种提供了兼具速生性与高抗逆性的新种质（b23、b17、b15、XL-7），并为抗逆基因型的精准选配提供了依据。未来可进一步解析 *PsnWRKY70* 调控网络，并开展优良无性系的多点区域试验以验证其广适性。

参　考　文　献

［1］ 李开隆, 杨传平, 刘桂丰. 黑龙江省杨树遗传育种研究进展 [J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(4): 45−48.
Li K L, Yang C P, Liu G F. Research progresses of genetics and breeding of *Populus* in Heilongjiang Province [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2003, 31(4): 45−48.

［2］ 朴志勇, 赵存玉, 王晓娟, 等. 小黑杨引种及山地速生丰产栽培技术 [J]. 东北林业大学学报, 2004, 32(4): 9−11.
Piao Z Y, Zhao C Y, Wang X J, et al. Introduction of *Populus simonii* × *P. nigra* and its fast growing and high yield cultivation techniques in Mountainous Region [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2004, 32(4): 9−11.

［3］ Chang S, Mahon E L, Mackay H A, et al. Genetic engineering of trees: progress and new horizons [J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology, 2018, 54(4): 341−376.

［4］ Wang D, Liu F, Zhao M, et al. Engineering transgenic *Populus* with enhanced biomass, wood quality and pest resistance through dual gene expression [J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(4): 1345−1347.

［5］ Lin C, Jia X, Heyun S, et al. Genome-wide study and functional characterization elucidates the potential association of late embryogenesis abundant (LEA) genes with lotus seed development [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 226: 1−13.

［6］ Gao W, Bai S, Li Q, et al. Overexpression of *TaLEA* gene from *Tamarix androssowii* improves salt and drought tolerance in transgenic poplar (*Populus simonii* × *P. nigra*) [J]. PLoS ONE, 2013, 8(6): e67462.

［7］ 王遂, 刘梦然, 黄海娇, 等. 转 *TaLEA* 基因小黑杨抗寒株系的筛选 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(9): 5−7, 16.
Wang S, Liu M R, Huang H J, et al. Selection of cold resistant strains from *TaLEA* gene transferred *Populus simonii* × *P. nigra* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2011, 39(9): 5−7, 16.

［8］ 李志新, 赵曦阳, 杨成君, 等. 转 *TaLEA* 基因小黑杨株系变异及生长稳定性分析 [J]. 北京林业大学学报, 2013, 35(2): 57−62.
Li Z X, Zhao X Y, Yang C J, et al. Variation and growth adaptability analysis of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* lines carrying *TaLEA* gene [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2013, 35(2): 57−62.

［9］ Quan R, Shang M, Zhang H, et al. Improved chilling tolerance by transformation with *betA* gene for the enhancement of glycinebetaine synthesis in maize [J]. Plant Science, 2004, 166(1): 141−149.

［10］ 连丽君. *betA* 基因的异源表达提高了棉花耐盐和耐低温能力 [D]. 济南: 山东大学, 2008.
Lian L J. Enhancement of salt and low temperature tolerance in cottonby transformation of *betA* gene [D]. Jinan: Shandong University, 2008.

［11］ 穆怀志, 李志新, 李玉珠, 等. 轻度盐碱地转 *betA* 基因小黑杨的生长表现 [J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(11): 24−25,28.
Mu H Z, Li Z X, Li Y Z, et al. Growth manifestation of transgenic *Populus simonii* × *P. nigrra* with *betA* gene on low-grades salinate fields [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2009, 37(11): 24−25,28.

［12］ 葛梦妍, 顾宸瑞, 陈坤, 等. 转 *betA* 基因小黑杨生长及适应性 [J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(4): 12−16, 23.
Ge M Y, Gu C R, Chen K, et al. Growth and adaptability of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* with *betA* gene [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(4): 12−16, 23.

［13］ Zhao H, Jing J, Li K, et al. *Populus simonii* × *Populus nigra* WRKY70 is involved in salt stress and leaf blight disease responses [J]. Tree Physiology, 2017, 37(6): 827−844.

［14］ Wang W, Wang W, Jiang J, et al. *Populus simonii* × *Populus nigra* overexpressing *PsnWRKY70* recruits phyllosphere bacterial strains that inhibit *Alternaria alternata* [J]. mSystems, 2025, 10(9): e0176524.

［15］ Qin Y, Yu H, Cheng S, et al. Genome-wide analysis of the *WRKY* gene family in *Malus domestica* and the role of *MdWRKY70L* in response to drought and salt stresses [J]. Genes, 2022, 13(6): 1068.

［16］ Gong X, Zhang J, Hu J, et al. FcWRKY70, a WRKY protein of *Fortunella crassifolia*, functions in drought tolerance and modulates putrescine synthesis by regulating arginine decarboxylase gene [J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(11): 2248−2262.

［17］ Guo M, Pan R, Chu Z, et al. Low-temperature stress response: a transcriptomic study of the WRKY family in *Prunus davidiana* [J]. Cryobiology, 2025, 119: 105252.

［18］ Chen G, Zhou Y, Zhang D, et al. Analysis of *WRKY* gene family in *Acer fabri* and their expression patterns under cold stress [J]. Genes, 2025, 16(3): 344.

［19］ Bao F, Ding A, Cheng T, et al. Genome-wide analysis of members of the *WRKY* gene family and their cold stress response in *Prunus mume* [J]. Genes, 2019, 10(11): 911.

［20］ 白爽. 转 *Lea* 基因小黑杨花粉植株抗旱、耐盐性分析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
Bai S. The analysis of drought and salt stress resistance of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* pollen plantlets over expressing *lea* gene[D]. Harbin: Northeast Forestry University,

2007.

[21] 赵慧. 小黑杨 *PsnWRKY70* 基因胁迫应答信号转导机制研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
Zhao H. Signal transduction of *PsnWRKY70* gene on stress response in *Populus simonii* × *Populus nigra* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2017.

[22] 梁宏伟. 小黑杨耐盐基因 (*Bet-A*) 遗传转化的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2001.
Liang H W. Study on the transformation of *Populus simonii* × *P. nigra* with the salt-tolerance gene (*Bet-A*) [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2001.

[23] 王阳. 转 *TaLEA*、*betA* 和 *PsnWRKY70* 基因小黑杨田间试验生长稳定性及环境安全性评价 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
Wang Y. Growth adaptability and environmental risk assessment of transgenic *Populus simonii* × *P. nigra* 'Xiaohei' with *TaLEA*, *betA* and *PsnWRKY70* gene in field trials[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.

[24] 秦光华, 姜岳忠, 李善文, 等. 黑杨派新无性系苗期生长模型及灰色关联分析 [J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(2): 52−57.
Qin G H, Jiang Y Z, Li S W, et al. Growth models of Sect. *Aigeiros* in *Populus* at nursery stage and its gray correlation analyses [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2004, 26(2): 52−57.

[25] 刘宇, 徐焕文, 滕文华, 等. 白桦全同胞子代测定及优良家系早期选择 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(2): 1−8.
Liu Y, Xu H W, Teng W H, et al. Full-sib progeny test and early selection in superior families of *Betula platyphylla* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(2): 1−8.

[26] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO_2 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响 [J]. 植物生态学报, 2001(3): 312−316.
Yang H M, Wang G X. Leaf stromtal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO_2 enrichment [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001(3): 312−316.

[27] 曾江源, 王攀山, 马宏亮, 等. 全球 0.1 度和 0.25 度日尺度土壤水分产品(含相对和体积土壤含水量, 2015—2024 年)(2025) [DB/OL]. 国家青藏高原科学数据中心. https://cstr.cn/18406.11.Terre.tpdc.302577. [2025−08−21].
Zeng J Y, Wang P S, Ma H L, et al. Global daily soil moisture products at 0.1° and 0.25° (including relative and volumetric soil moisture, 2015−2024)(2025)[DB/OL]. National Tibetan Plateau/Third Pole Environment Data Center. https://cstr.cn/18406.11.Terre.tpdc.302577. [2025−08−21].

[28] 陈曦, 辛颖, 赵雨森. 切根贴膜对农田防护林杨树叶片解剖特征及光合生理特性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(4): 38−45.
Chen X, Xin Y, Zhao Y. Effects of root excision mulched with plastic film on leaf anatomical characteristics and photosynthetic characteristics of poplar farmland shelterbelts [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(4): 38−45.

[29] 代新仁, 杨艳飞, 任星榕, 等. 胡杨 *PeHINT2* 过表达提高植物耐盐性 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(10): 96−107.
Dai X R, Yang Y F, Ren X R, et al. Overexpression of *Populus euphratica PeHINT2* to enhance plant salt tolerance [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(10): 96−107.

(责任编辑 赵田芸
责任编委 卢孟柱)