网络出版时间:2026-05-11 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.11.005

兴安落叶松苗期抗旱性评价体系的建立

胡龙胜[1],马文旭[1],杨春会[2],燕帅旭[1],余合惠子[2],贾辰琳[1],
王福德[3],邓澍荣[1],罗志斌[1,4,5]

(1 中国林业科学研究院 林业研究所 林木遗传育种全国重点实验室,北京 100091;2 国家林业和草原局盐碱地中心,北京 100091;
3 黑龙江省林业科学研究所,黑龙江 哈尔滨 150080;4 中国林业科学研究院 生态保护与修复研究所,北京,100091;
5 中国林业科学研究院 黄河三角洲综合试验中心,山东 东营,257000)

[摘 要] 【目的】建立兴安落叶松(*Larix gmelinii*)种质资源抗旱性评价体系。【方法】以兴安落叶松两年生盆栽苗为材料,进行中度和重度干旱胁迫处理,记录不同程度干旱胁迫下的损伤表型并进行分级,测定光合参数、渗透调节物含量和抗氧化酶活性等生理生化指标,利用主成分分析法和隶属函数法计算综合抗旱系数(CDC)、综合抗旱指数(CDI)、加权抗旱性系数(WDC)、抗旱性综合度量值(*D*),用Logistic回归模型进行分析。【结果】在中度和重度干旱胁迫下,兴安落叶松苗的生物量受到抑制,植株的损伤程度可分为5个等级。干旱胁迫处理兴安落叶松苗的甜菜碱、类胡萝卜素、叶绿素a、过氧化氢、丙二醛含量及气孔导度、针叶相对电导率、针叶温度、净光合速率、针叶相对含水量和蒸腾速率等11个生理指标发生显著性($P<0.05$)变化。构建了4个抗旱性评价模型,其中以叶绿素a、类胡萝卜素含量、蒸腾速率、针叶温度、净光合速率为关键指标构建的抗旱性综合度量值(*D*)模型与植株胁迫损伤表型等级相关性最高;Logistic回归模型分析结果表明,中度和重度干旱胁迫下的耐旱阈值(DT_{50})分别为0.505和0.444。【结论】抗旱性综合度量值是幼苗期兴安落叶松最适宜的抗旱性评价模型,叶绿素a、类胡萝卜素含量、蒸腾速率、净光合速率、针叶温度可作为抗旱性评价的关键指标。中度、重度干旱胁迫下的*D*值分别大于0.505或0.444的兴安落叶松幼苗耐旱性强。

[关键词] 兴安落叶松;干旱胁迫;抗旱性综合评价
[中图分类号] S791.222;S722.3+6 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)11-0039-10

Establishment of a drought resistance evaluation system of *Larix gmelinii* seedlings

HU Longsheng[1], MA Wenxu[1], YANG Chunhui[2], YAN Shuaixu[1], YU Hehuizi[2],
JIA Chenlin[1], WANG Fude[3], DENG Shurong[1], LUO Zhibin[1,4,5]

(1 *State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*; 2 *Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry Administration, Beijing* 100091, *China*;
3 *Heilongjiang Academy of Forestry, Harbin, Heilongjiang* 150080, *China*; 4 *Institute of Ecological Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*; 5 *Comprehensive Experimental Center in Yellow River Delta, Chinese Academy of Forestry, Dongying, Shandong* 257000, *China*)

Abstract: 【Objective】 This study aims to establish a comprehensive drought resistance evaluation system for *Larix gmelinii* germplasm resources. 【Method】 Using two-year-old potted seedlings of *Larix gmelinii* as experimental material, treatments of moderate drought stress and severe drought stress were conducted, and pheno-

[收稿日期] 2025-08-29 [修回日期] 2025-10-05
[基金项目] 农业生物育种国家科技重大专项(2023ZD04058);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2024QF009)
[作者简介] 胡龙胜(1997—),男,湖北黄冈人,在读博士,主要从事林木抗逆分子生理研究。E-mail:hu-ls@foxmail.com
[通信作者] 罗志斌(1973—),男,湖南湘乡人,研究员,博士生导师,主要从事树木逆境生理与抗性育种研究。E-mail:luozhibin@caf.ac.cn

typic damage under varying degrees of drought stress was recorded and classified. Physiological and biochemical parameters, including photosynthetic characteristics, osmoregulatory substances, and antioxidant enzyme activities, were measured. Principal component analysis and membership function methods were employed to calculate the following indices: comprehensive drought resistance coefficient (CDC), comprehensive drought resistance index (CDI), weighted drought resistance coefficient (WDC), comprehensive drought resistance evaluation value (*D*), and Logistic regression model was used for analysis. 【Result】 Under different drought stress levels, the growth of *Larix gmelinii* seedlings were inhibited, and the phenotypic damage was classified into five levels. Under moderate and severe drought conditions, significant difference was observed in the values of 11 physiological indicators ($P<0.05$), including betaine content, carotenoids content, chlorophyll a content, stomatal conductance, hydrogen peroxide content, relative electrical conductivity of needles, needle temperature, malondialdehyde content, net photosynthetic rate, relative water content of needles, and transpiration rate, in comparison with those under the control. A comprehensive drought resistance evaluation value (*D*) model, which was constructed using the key indicators including chlorophyll a content, carotenoid content, transpiration rate, needle temperature, and net photosynthetic rate, exhibited the highest consistency with phenotypic damage levels, indicating it is the most suitable model for evaluating drought resistance of *Larix gmelinii* seedlings. The results of the Logistic regression analysis revealed that the drought tolerance thresholds (DT_{50}) under moderate and severe drought stress were 0.505 and 0.444, respectively. 【Conclusion】 The comprehensive drought resistance evaluation value model is the optimal method for evaluating drought resistance of *Larix gmelinii* seedlings. Contents of chlorophyll a and carotenoids, transpiration rate, net photosynthetic rate, and needle temperature can serve as key indicators for drought resistance evaluation. And *Larix gmelinii* seedlings with a *D*-value greater than 0.505 under moderate drought stress or greater than 0.444 under severe drought stress exhibit strong drought tolerance.

Key words: *Larix gmelinii*; drought stress; comprehensive drought resistance evaluation

干旱是一种自然现象,主要是由于长时间降水量低于正常水平造成的,会导致植被退化和土地荒漠化,在我国北方地区春季气候干旱导致落叶松造林成活率降低的问题尤为突出[1]。植物在干旱环境中,其形态结构、生理生化、生长发育以及产量等多方面的指标会发生改变。落叶松在干旱胁迫下的总生物量积累减少,相对含水量降低,气孔导度、蒸腾速率、净光合速率以及叶绿素含量降低,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,SOD)和过氧化氢酶(catalase,CAT)活性呈先升高后降低的趋势,过氧化物酶(peroxidase,POD)活性降低,而脯氨酸和丙二醛(malondialdehyde,MDA)含量往往增加[2-3]。这些指标可作为落叶松抗旱性评价的候选指标。植物的抗旱性是一个复杂的综合性状,使用任何单一指标判断抗旱性容易受外界环境干扰而影响结果的准确性,因此选择多指标的综合抗旱评价模型能更准确地评价植物的抗旱能力[4]。王月平等[5]使用主成分分析法和隶属函数法计算棉花的综合抗旱系数、综合抗旱指数、综合抗旱隶属函数值、抗旱性综合度量值,对棉花的抗旱性进行了综合评价和分级。

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是松科(Pinaceae)落叶松属(*Larix*)落叶松组(Sect. *Larix*)落叶乔木,树木高挺通直,适应能力强,生长速度快,木材坚固,是东北地区重要的用材林树种[6],主要分布在内蒙古东北部大兴安岭山脉、黑龙江北部和吉林小部分地区,在大兴安岭林区是绝对优势树种[7]。目前,兴安落叶松适宜分布面积约为39万km^2,但是受全球气候变化的影响,预计到2050年将会缩减至26万km^2[7]。研究表明,大兴安岭地区降水量减少和干旱会导致兴安落叶松树高增长量降低,树木生长速度下降[8]。筛选抗旱性强的落叶松新种质,进而培育抗旱高产的兴安落叶松良种,是提高落叶松人工林生产力和保障森林生态功能的有效方式。然而,目前还没有关于兴安落叶松抗旱性评价的报道,缺乏可靠和有效的抗旱性鉴定指标。为此,本研究对苗期兴安落叶松进行不同程度的干旱处理,调查苗期植株表型性状,测定生理指标,通过抗旱系数法、主成分分析法、隶属函数法等对兴安落叶松抗旱性进行综合评价,建立苗期综合抗旱鉴定模型,筛选

抗旱关键指标以及耐旱种质，以期为兴安落叶松抗旱育种提供重要的理论和技术支撑。

1　材料与方法

1.1　材　料

试验所用100棵2年生兴安落叶松盆栽苗（高度为23～28 cm）均来自黑龙江省大兴安岭新林林业局苗圃，育苗基质为*V*（草炭土）∶*V*（珍珠岩）∶*V*（蛭石）=3∶1∶1，育苗盆的直径为22.5 cm，高16.3 cm。兴安落叶松盆栽苗于2024年1月运至中国林业科学研究院温室大棚进行试验，棚内环境为：昼夜温度22～35 ℃，空气相对湿度45%～60%，自然光照。

1.2　试验设计

试验于2024年6月1日开始，将100株兴安落叶松盆栽苗充分浇水，于6月16日开始控水处理，试验分为3组：对照组（CK）28株，土壤体积含水率维持在25%～26%；中度干旱（medium drought，MD）组36株，6月16，22和28日分别浇水150，100和50 mL，随后停止浇水；重度干旱（severe drought，SD）组36株，为自然干旱处理。7月1日采集根和针叶样品备测。

1.3　指标测定

1.3.1　*生长指标及干旱胁迫损伤程度分级*　试验期间，从6月2日开始使用Spectrum TDR350土壤体积含水率仪器每隔一周监测一次土壤体积含水率。取1 g针叶鲜样，参考张蕾等[9]的方法测定针叶相对含水量；盆栽苗表型和根系形态使用尼康相机（Nikon D750）进行拍照记录。参考陆鈅等[10]的方法，最长根系长度使用直尺（最小刻度为1 mm）进行测量，根系鲜质量和干质量采用称重法测定。自2024年6月16日起，每日上午10∶00观察记录幼苗的生长状态，连续观察记录14 d，参考张蕾等[9]的方法，将植株干旱胁迫损伤表型划分为Ⅰ～Ⅴ 5个等级。

1.3.2　*生理生化指标*　在试验的第30天（7月1日），于上午的09∶00－11∶30，利用搭配针叶叶室的Li-6400光合仪（Li-COR，美国）测定最顶枝针叶的光合参数，设定光合有效辐射（PAR）为1 000 μmol/（m^2·s）；使用北京雅欣理仪科技有限公司的Yaxin-1162叶绿素荧光仪于夜间20∶00－21∶00测定光系统Ⅱ最大光量子产量（F_v/F_m）。取0.1 g针叶鲜样，参考陆鈅等[10]的方法测定叶绿素及类胡萝卜素含量；取5 g针叶鲜样，参考殷衫等[11]的方法测定针叶表皮蜡质含量；取0.5 g针叶鲜样，参考王晓莉等[12]的方法测定针叶相对电导率；参考常卓[13]的方法，使用FLIR Infra CAM红外热成像仪测定针叶温度；取0.1 g针叶冻样，参考张旭东[14]的方法测定甜菜碱的含量。使用北京索莱宝科技有限公司的试剂盒测定针叶的可溶性糖、可溶性蛋白、MDA、脯氨酸和过氧化氢含量及SOD、CAT和POD活性。

1.4　数据分析

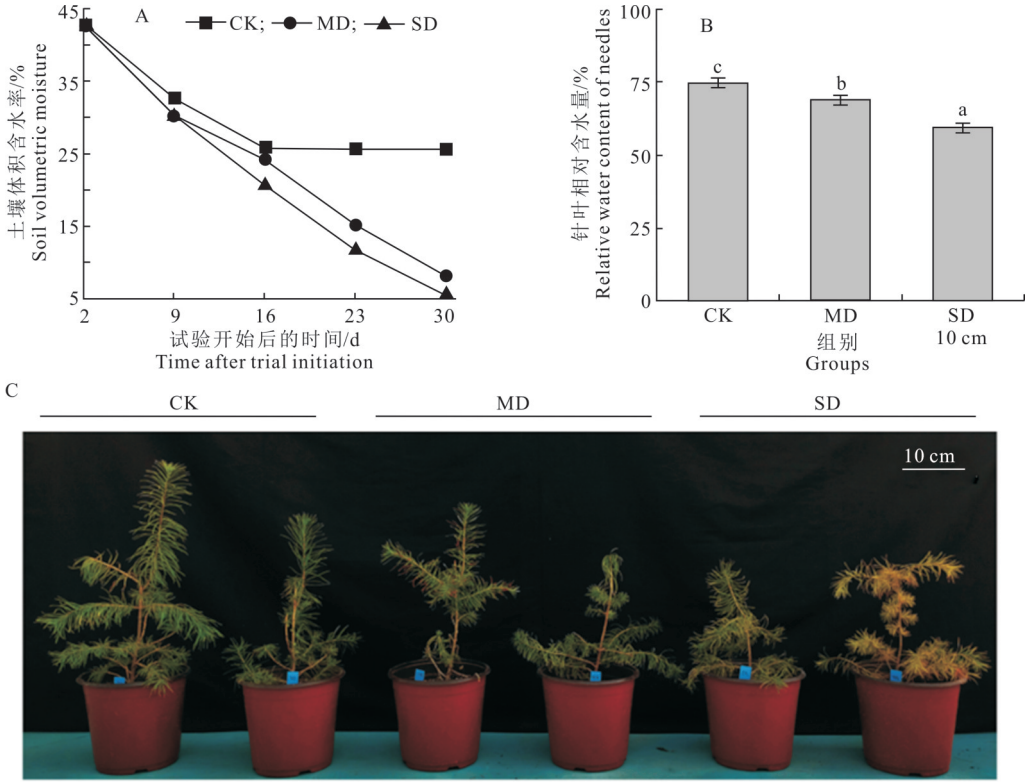
利用Excel 2016软件整理原始数据，并利用SPSS 26软件进行单因素（Oneway ANOVA）方差分析，用Origin 2021和Adobe Photoshop CS6软件进行绘图。参考王月平等[5]的研究，用R语言（R version 4.4.2）对各单项指标进行分析，并计算抗旱系数（drought resistance coefficient，DC）、抗旱指数（drought resistance indexes，DI）、抗旱隶属函数值（drought resistance membership function value，DM）、综合抗旱系数（comprehensive drought resistance coefficient，CDC）、综合抗旱指数（comprehensive drought resistance index，CDI）、抗旱性综合度量值（comprehensive drought resistance measure value，*D*）和加权抗旱性系数（weighted drought resistance coefficient，WDC），对72份材料进行抗旱综合评价，将并每株幼苗评价得到的CDC、CDI、WDC、*D*值与损伤表型赋值得分（Ⅰ～Ⅴ级损伤依次赋值为1～5分）进行斯皮尔曼相关性分析，选择最佳抗旱性评价模型。使用R语言进行Logistic回归分析[15]，以损伤表型等级赋值（Ⅰ～Ⅱ级赋值1，幼苗未受干旱胁迫；Ⅲ～Ⅴ级赋值0，幼苗遭受干旱胁迫）作为因变量，以*D*作为自变量，通过最大似然估计法拟合模型，计算耐受阈值（DT_{50}），DT_{50}定义为导致苗木进入重度胁迫状态的概率达到50%时所对应的*D*值。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗生长特征的影响

2.1.1　*针叶表型特征*　兴安落叶松盆栽苗干旱胁迫处理第2天到第30天的土壤体积含水率监测结果（图1-A）显示，CK组土壤体积含水率在第16天之后维持在25%～26%。在第16，23和30天时，与CK组相比，MD组的土壤体积含水率分别下降了5.76%，41.26%和68.55%，SD组分别下降了20.16%，54.78%和78.42%。兴安落叶松盆栽苗

干旱胁迫处理第30天针叶相对含水量测定结果(图1-B)显示,CK、MD、SD组的针叶相对含水量分别为74.6%,68.9%和59.6%,3个处理组两两之间均存在显著性差异($P<0.05$)。3个处理组的盆栽苗生长表型记录结果(图1-C)显示,CK组盆栽苗生长良好,植株针叶鲜绿饱满;MD组植株针叶皱缩萎蔫;SD组植株针叶皱缩,严重萎蔫,部分植株针叶枯黄发红。



CK. 对照组;MD. 中度干旱胁迫组;SD. 重度干旱胁迫组。图柱上标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

CK. Control group; MD. Moderate drought stress group; SD. Severe drought stress group. Different letters above the bars indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

图1 干旱胁迫对土壤体积含水率、兴安落叶松针叶相对含水量和植株表型的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on soil volumetric water content, relative water content of needles and phenotypic characteristics of *Larix gmelinii* potted seedlings

2.1.2 根系表型特征 兴安落叶松盆栽苗的根系形态分析结果(图2-A)表明,CK组根系生长状态较好,根系饱满,主根较长,侧根发达。与CK组相比,MD组主根较短,根系轻微皱缩,侧根较多;SD组根系皱缩明显,侧根较少,主根较长。兴安落叶松盆栽苗的根系质量检测结果(图2-B,C)显示,与CK组相比,MD和SD组根系鲜质量显著降低($P<0.05$),但MD与SD组之间无明显变化;MD和SD组根系干质量有所降低,但各组间无显著性差异($P>0.05$)。与CK组相比,MD和SD组兴安落叶松最长根长有所降低(图2-D)。

2.1.3 干旱胁迫损伤分级 为评价兴安落叶松盆栽苗的抗旱性,将其针叶在MD和SD组的损伤程度划分为Ⅰ~Ⅴ 5个等级(图3),其中,Ⅰ级植株叶片生长正常,叶片鲜绿,无枯黄,无萎蔫症状(图3-A);Ⅱ级植株的针叶开始轻微皱缩并轻微卷曲(图3-B);Ⅲ级植株针叶皱缩明显,卷曲角度较大,部分叶尖、叶缘轻微发黄(图3-C);Ⅳ级植株针叶皱缩明显,叶缘向叶片中间蜷缩,针叶干枯发黄,少量发红(图3-D);Ⅴ级植株针叶重度皱缩,弯曲变形、下垂,大部分针叶发黄发红,部分针叶干枯凋落(图3-E)。统计干旱处理兴安落叶松盆栽苗的损伤等级分布情况,结果表明,干旱处理后Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ级损伤的盆栽苗占84.7%,Ⅰ级和Ⅴ级损伤的盆栽苗占15.3%。其中,Ⅰ~Ⅴ级损伤植株数量分别为4株(全为SD处理样本)、20株(MD处理15株,SD处理5株)、26株(MD处理12株,SD处理14株)、15株(MD处理4株,SD处理11株)和7株(MD处理1株,SD处理6株)。

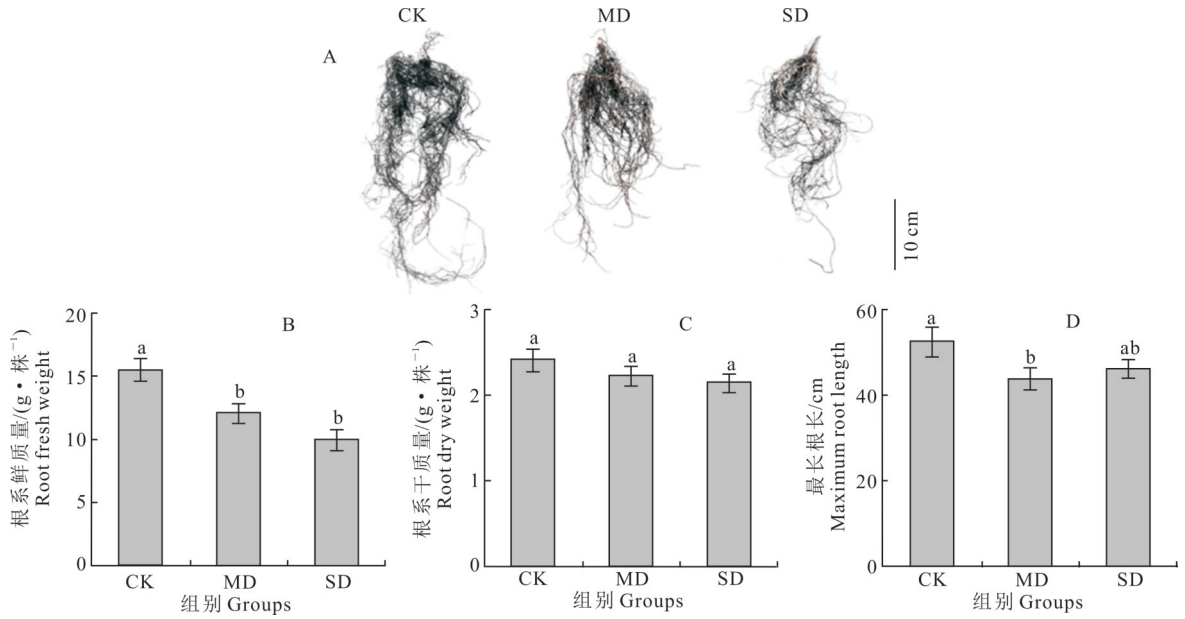
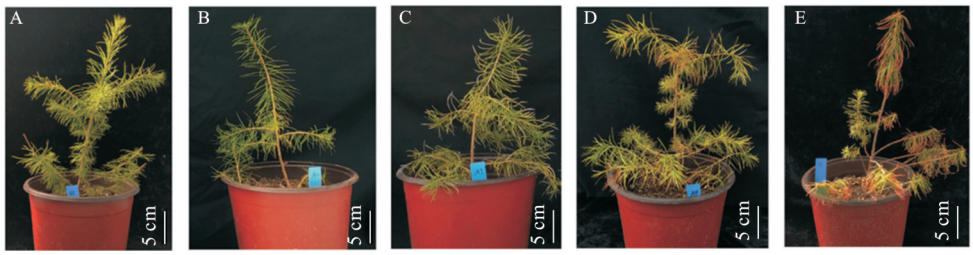


图 2　干旱胁迫对兴安落叶松根系表型、鲜质量、干质量和最长根长的影响

Fig. 2　Effects of drought stress on root phenotypic characteristics, root fresh weight, root dry weight and maximum root length of *Larix gmelinii* potted seedlings



A～E. 分别对应Ⅰ～Ⅴ级损伤。A－E. Ⅰ－Ⅴ damage classification, respectively.

图 3　干旱胁迫下兴安落叶松盆栽苗损伤分级

Fig. 3　Damage classification of *Larix gmelinii* potted seedlings under drought stress.

2.2　干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗生理生化指标的影响

2.2.1　光合参数变化特征　对兴安落叶松盆栽苗的光合参数进行测定，结果（图 4）表明，MD 和 SD 组兴安落叶松盆栽苗的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及光系统Ⅱ最大光量子产量均显著低于 CK 组（$P<0.05$），而 MD 组胞间二氧化碳浓度显著低于 CK 组，SD 组水分利用效率显著高于 CK 组。SD 组的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及光系统Ⅱ最大光量子产量均最低，而水分利用效率最高。

2.2.2　针叶光合色素、表皮蜡质含量及电导率、温度的变化特征　由图 5 可知，与 CK 组相比，MD 和 SD 组兴安落叶松的叶绿素 a 含量分别显著降低了 25.65% 和 36.55%（$P<0.05$），类胡萝卜素含量分别显著降低了 28.81% 和 58.12%（$P<0.05$），而叶绿素 b 含量、针叶表皮蜡质含量、针叶相对电导率和针叶温度均显著升高（$P<0.05$），其中 MD 和 SD 组叶绿素 b 含量分别升高了 23.23% 和 17.84%，针叶表皮蜡质含量分别升高了 33.33% 和 41.94%，针叶相对电导率分别升高了 11.81% 和 20.74%，针叶温度则分别升高了 1.61% 和 2.58%。

2.2.3　渗透调节物质变化特征　对兴安落叶松盆栽苗可溶性糖、可溶性蛋白、甜菜碱、丙二醛和脯氨酸的含量进行测定，结果（表 1）表明，与 CK 组相比，MD 组的可溶性糖和脯氨酸含量无显著变化（$P>0.05$），而可溶性蛋白、甜菜碱和丙二醛含量显著升高（$P<0.05$）；SD 组的可溶性糖、可溶性蛋白、甜菜碱、丙二醛和脯氨酸的含量均显著升高（$P<0.05$）。

2.2.4　抗氧化物质变化特征　表 2 表明，与 CK 组相比，MD 组和 SD 组兴安落叶松的 H_2O_2 含量及 SOD、CAT 和 POD 活性均显著升高（$P<0.05$），其中 H_2O_2 含量分别升高了 34.72% 和 168.57%，SOD 活性分别升高了 95.45% 和 116.59%，CAT 活性分别升高了 96.91% 和 61.49%，POD 活性分别升高

了49.43%和68.82%。

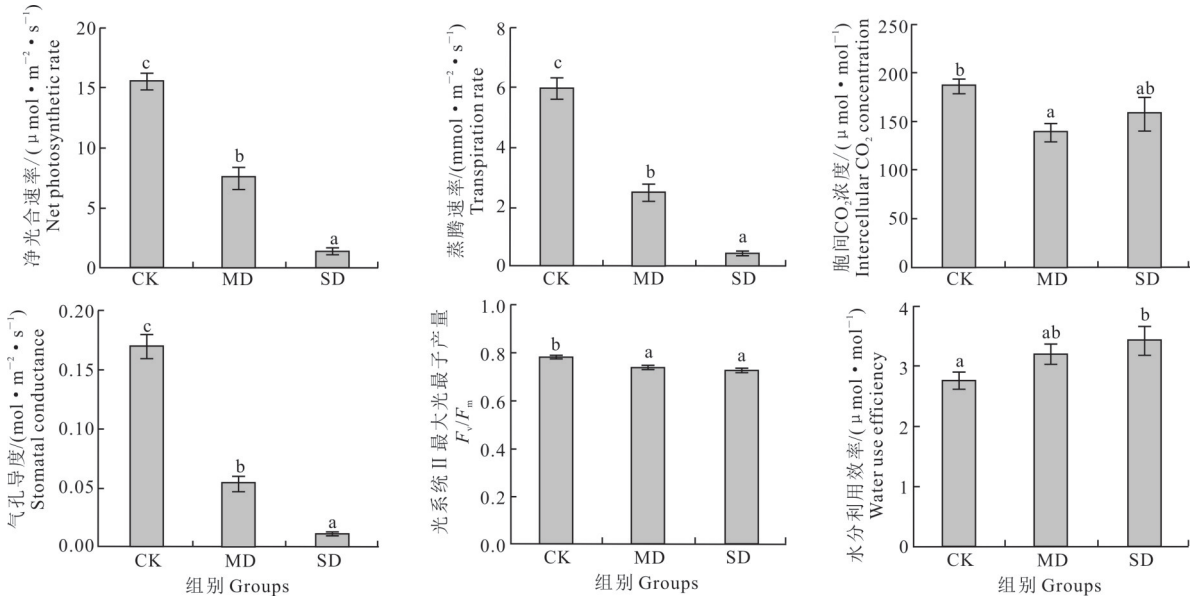


图4 干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗光和参数和水分利用效率的影响

Fig. 4 Effects of drought stress on photosynthetic parameters and water use efficiency of *Larix gmelinii* potted seedlings

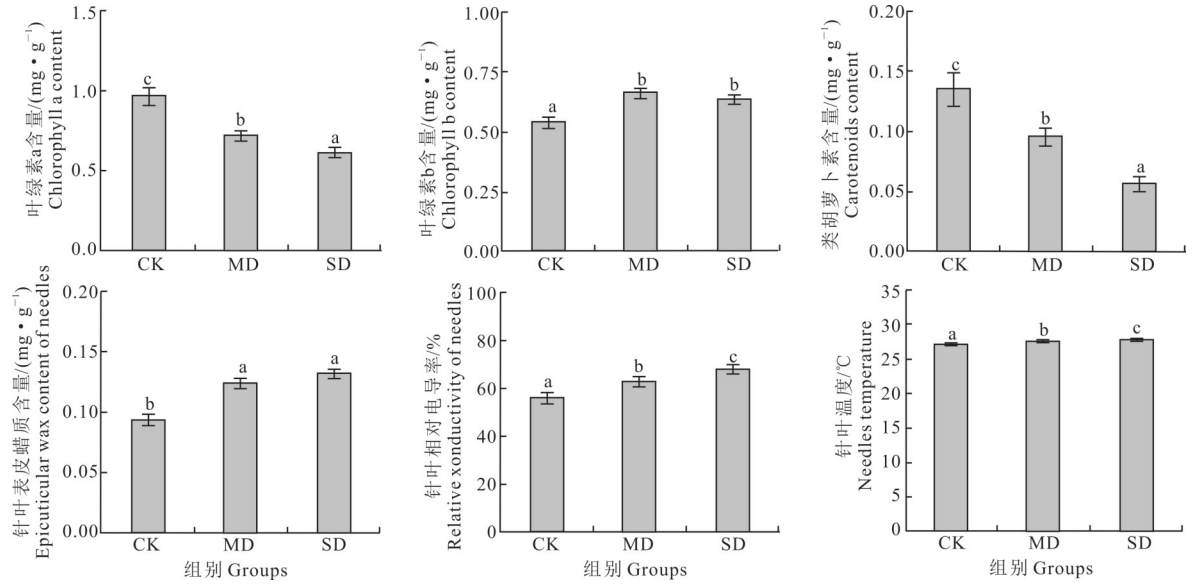


图5 干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗针叶叶绿素、类胡萝卜素、表皮蜡质含量及相对电导率和温度的影响

Fig. 5 Effects of drought stress on chlorophyll content, carotenoid content, epicuticular wax content, electrical conductivity and temperature of needles in *Larix gmelinii* potted seedlings

表1 干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗可溶性糖、可溶性蛋白、甜菜碱、丙二醛及脯氨酸含量的影响

Table 1 Effects of drought stress on contents of soluble sugars, soluble proteins, betaine, malondialdehyde, and proline in *Larix gmelinii* potted seedlings

处理 Treatment	可溶性糖含量/(mg·g⁻¹) Soluble sugar content	可溶性蛋白含量/(mg·g⁻¹) Soluble protein content	甜菜碱含量/(mg·L⁻¹) Betaine content	丙二醛含量/(nmol·g⁻¹) MDA content	脯氨酸含量/(μg·g⁻¹) Proline content
CK	38.24±1.87 a	1.26±0.10 a	0.12±0.01 a	130.47±8.63 a	290.52±14.63 a
MD	43.32±3.89 a	2.47±0.18 b	0.32±0.01 b	195.67±9.14 b	319.70±21.54 a
SD	54.44±2.91 b	2.29±0.11 b	1.00±0.08 c	230.37±8.10 c	436.21±32.66 b

注:同列数据后标不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下表同。

Note: Different lowercase letters in the column indicate significant difference among different treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2　干旱胁迫对兴安落叶松盆栽苗 H_2O_2 含量及 SOD、CAT、POD 活性的影响

Table 2　Effects of drought stress on H_2O_2 content, SOD activity, CAT activity, and POD activity in *Larix gmelinii* potted seedlings

处理 Treatment	过氧化氢含量/(U·mol·g^{-1}) H_2O_2 content	超氧化物歧化酶活性/(U·g^{-1}) SOD activity	过氧化氢酶活性/(U·g^{-1}) CAT activity	过氧化物酶活性/(U·g^{-1}) POD activity
CK	14.87±0.79 a	397.31±36.09 a	154.62±5.62 a	506.45±23.26 a
MD	20.04±1.12 b	776.56±73.50 b	304.47±18.70 c	756.80±53.43 b
SD	39.95±1.84 c	860.59±84.43 b	249.71±13.67 b	855.01±58.42 b

2.3　兴安落叶松盆栽苗抗旱性综合评价

2.3.1　抗旱系数、抗旱指数以及主成分分析　DC 和 DI 可反映植物生理指标对干旱的敏感性。选取 MD 和 SD 组相比 CK 组具有显著性差异的甜菜碱含量、类胡萝卜素含量、叶绿素 a 含量、气孔导度、过氧化氢含量、针叶相对电导率、针叶温度、丙二醛含量、净光合速率、针叶相对含水量及蒸腾速率等 11 个生理指标，计算其 DC 和 DI 值，结果见表 3。对 DC 值进行主成分分析，结果表明，前 3 个主成分累计方差贡献率达 66.51%，其中主成分 1 的方差贡献率为 41.63%，主成分 2 的方差贡献率为 13.9%，主成分 3 的方差贡献率为 10.98%。由于主成分 1，2，3 整合了大部分生理指标信息，因此进一步将其作为新的综合指标，用来计算 D 值。

表 3　干旱胁迫下兴安落叶松 11 个发生显著变化生理指标的抗旱系数、抗旱指数以及抗旱系数的主成分分析

Table 3　Drought resistance coefficients, drought resistance indices and principal component analysis of drought resistance coefficients of 11 physiological indicators with significant difference in *Larix gmelinii* under drought stress

指标 Indicators	抗旱系数(DC) Drought resistance coefficient	抗旱指数(DI) Drought resistance indexes	主成分 1(PC1) Principal component 1	主成分 2(PC2) Principal component 2	主成分 3(PC3) Principal component 3
甜菜碱含量 Betaine content	6.98	7.88	−0.29	0.12	0.23
类胡萝卜含量 Carotenoids content	0.72	0.82	0.32	−0.02	0.54
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	0.67	0.69	0.27	−0.03	0.66
气孔导度 Stomatal conductance	0.21	0.29	0.38	0.32	−0.15
过氧化氢含量 H_2O_2 content	2.19	2.37	−0.32	0.35	0.11
针叶相对电导率 Relative electrical conductivity of needles	1.24	1.27	−0.15	0.49	0.20
针叶温度 Needles temperature	1.02	1.02	−0.20	−0.14	0.37
丙二醛含量 Malondialdehyde content	1.90	2.03	−0.18	0.49	0.00
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.29	0.41	0.41	0.26	−0.04
针叶相对含水量 Relative water content of needles	0.87	0.88	0.28	−0.26	−0.09
蒸腾速率 Transpiration rate	0.25	0.35	0.39	0.36	−0.12
方差贡献率/% Contribution rate	/	/	41.63	13.90	10.98

2.3.2　抗旱评价模型的建立及筛选　选取主成分 1，2，3 计算 D 值，并根据 DC 值计算综合抗旱系数 CDC，根据 DI 值计算综合抗旱指数 CDI，并计算加权抗旱系数 WDC。分别以 CDC 值、CDI 值、WDC 值、D 值作为因变量（y_{CDC}、y_{CDI}、y_{WDC}、y_D），11 个在 MD、SD 下均有显著变化生理指标的 DC 值作为自变量，建立多元回归方程。结果（表 4）表明，CDC、CDI、WDC 和 D 值回归方程的决定系数分别为 0.998，0.969，0.974 和 0.998，各回归方程的拟合度均达到极显著水平（$P<0.01$），均可以很好地解释变量。为了进一步筛选出最优的抗旱评价模型，对干旱胁迫下的Ⅰ～Ⅴ表型损伤等级依次赋值 1～5 分，并将每株苗的赋值与 4 种评价模型的计算得分进行双变量斯皮尔曼相关性分析，以解释模型评价分值与植株表型赋值间的相关性。结果表明，D、CDC、CDI 和 WDC 评价模型与植株表型赋值间的斯皮尔曼相关性系数依次为 −0.71，0.42，0.37 和 −0.15，可见 D 值评价模型与表型损伤等级相关性最高。其中 D、WDC 评价模型的相关性为负相关，而 CDC、CDI 为正相关。因此，选择 D 值评价模型作为兴安落叶松盆栽苗抗旱性评价的最优模型，并选择针叶温度、净光合速率、蒸腾速率、叶绿素 a 含量和类胡萝卜素含量作为兴安落叶松关键抗旱评价指标。

2.3.3　干旱耐受性阈值分析　对兴安落叶松盆栽苗干旱胁迫下的损伤等级进行分析发现，当落叶松处于Ⅲ级时植株开始呈现出明显的萎蔫状态，因此可将处于Ⅰ～Ⅱ级的盆栽苗判定为干旱耐受型，将

处于Ⅲ～Ⅴ级的苗判定为干旱敏感型。为了进一步分析兴安落叶松苗期耐旱阈值,对最适宜评价落叶松盆栽苗抗旱性的D进行Logistic回归分析。结果(图6)表明,在中度干旱胁迫下,D与干旱耐受之间存在显著的正相关关系($P<0.05$),模型确定的DT_{50}为0.505,即D值低于0.505的盆栽苗有50%的概率属于干旱敏感型植株(图6-A);在重度干旱胁迫下,D与干旱耐受之间存在显著的正相关关系($P<0.05$),模型确定的DT_{50}为0.444,即D值低于0.444的盆栽苗有50%的概率属于干旱敏感型植株(图6-B)。综上,将$D=0.505$和$D=0.444$定义为兴安落叶松苗期中度和重度干旱下的耐旱性阈值,可作为苗期耐旱性评价的关键指标。

表4 兴安落叶松盆栽苗的抗旱性评价模型及与损伤表型的相关性分析

Table 4 Evaluation model for drought resistance of potted *Larix gmelinii* seedlings and its correlation with damage phenotypes

多元回归方程 Multiple regression equation	相关系数(R) Correlation coefficient	决定系数(R^2) Coefficient of determination	F值 F-value	多元回归方程显著性 Significance of multiple regression equation	斯皮尔曼相关性系数 Spearman's correlation coefficient	斯皮尔曼相关性分析显著性 Significance of spearman's correlation
$y_{CDC}=0.469x_3+0.371x_6+0.089x_8+0.122x_9$	0.999	0.998	10 269.570	$P<0.001$	0.42	$P<0.001$
$y_{CDI}=0.740x_5+0.174x_7+0.128x_8+0.169x_9$	0.985	0.969	568.189	$P<0.001$	0.37	$P<0.05$
$y_{WDC}=0.0153x_3-0.045x_5-0.003x_8$	0.987	0.974	854.420	$P<0.001$	−0.15	$P>0.05$
$y_D=0.142x_3+0.138x_4+0.234x_6+0.198x_{10}+0.126x_{11}$	0.999	0.998	9 510.734	$P<0.001$	−0.71	$P<0.001$

注:x_3. 针叶温度DC;x_4. 净光合速率DC;x_5. 气孔导度DC;x_6. 蒸腾速率DC;x_7. 丙二醛含量DC;x_8. 甜菜碱含量DC;x_9. 过氧化氢含量DC;x_{10}. 叶绿素a含量DC;x_{11}. 类胡萝卜素含量DC。

Note: x_3. DC of needles temperature; x_4. DC of net photosynthetic rate; x_5. DC of stomatal conductance; x_6. DC of transpiration rate; x_7. DC of malondialdehyde content; x_8. DC of betaine content; x_9. DC of H_2O_2 content; x_{10}. DC of Chlorophyll a content; x_{11}. DC of Carotenoid content.

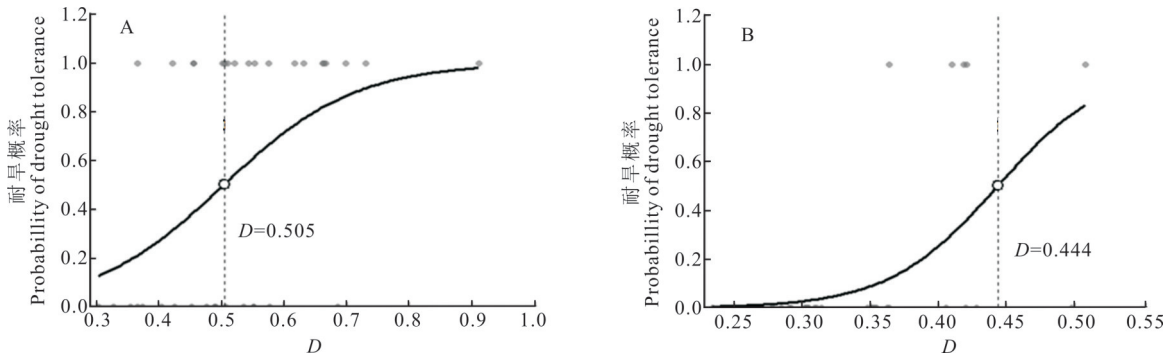


图6 兴安落叶松盆栽苗在中度(A)和重度(B)干旱胁迫下基于D值的Logistic回归分析

Fig. 6 Logistic regression analysis based on D values of *Larix gmelinii* seedlings under moderate (A) and severe (B) drought stress

3 讨 论

3.1 兴安落叶松通过生长形态改变和生理调节响应干旱胁迫

干旱会引起植株生长缓慢、枯萎甚至死亡,严重限制植物的正常生长发育。本研究观察到兴安落叶松针叶相对含水量随着胁迫程度的加剧而逐渐降低,根系生长受到抑制,表现为最长根长变短、根系干质量减少,而针叶的损伤程度从轻到重可分为Ⅰ到Ⅴ级,表现为针叶逐渐皱缩萎蔫,叶色由绿转黄再到红。随着干旱胁迫程度的加剧,马尾松针叶逐渐萎蔫皱缩,干枯发黄,直至脱落[16],这是植物为了适应干旱而产生的形态适应性改变,从而减少水分流失。此外,长时间干旱会造成植株矮小,有机物质的积累减少,欧洲落叶松针叶相对含水量、茎粗、生物量增幅和相对生物量增幅均随干旱胁迫时间的延长而减小[17],这可能是植物在应对干旱胁迫时通过减缓生长,将有限的资源和能量用于合成渗透调节物质、抗氧化物质等,以适应逆境。

兴安落叶松这些生长形态上的变化与生理过程密切相关。干旱胁迫下兴安落叶松针叶相对含水量减少,针叶萎蔫皱缩,气孔导度下降,从而影响蒸腾速率和净光合速率,使植物散热受限,进而引起针叶温度升高[18];而针叶相对含水量的降低,破

坏了叶绿体的结构和功能，致使针叶颜色失绿，直接导致光合色素（叶绿素 a 和类胡萝卜素）含量降低，削弱光合作用，影响有机物的积累，进一步使植株生长量减少[19]。KIM 等[2]的研究发现，在干旱胁迫下，日本落叶松的气孔导度、蒸腾速率、净光合速率、最大荧光量和叶绿素 a 含量降低。此外，为应对干旱胁迫引起的氧化胁迫和渗透失衡，兴安落叶松通过提高抗氧化酶（SOD、POD 和 CAT）的活性来清除急剧增加的 H_2O_2 等活性氧，并通过增加渗透调节物质（脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白和甜菜碱）的含量来维持细胞膨压和代谢正常[20]。刘成尧等[21]研究表明，云南松幼苗在干旱胁迫下 POD、SOD 和 CAT 活性也呈现升高的现象。综上所述，兴安落叶松在生长形态上的改变和生理活动上的调节，构成了其响应干旱胁迫的生存策略。

3.2　基于兴安落叶松表型验证的抗旱性综合评价模型（*D* 值）更具可靠性

本研究对兴安落叶松在不同程度干旱胁迫下的生理生化指标进行测定，从中筛选出 11 个在中度、重度干旱胁迫下均有显著变化的干旱响应敏感指标，随后通过统计分析构建了 4 种抗旱评价模型，并结合表型分级数据证明，基于叶绿素 a 含量、类胡萝卜素含量、蒸腾速率、针叶温度、净光合速率计算的 *D* 值是抗旱性综合评价模型最为适用的指标。前人对白皮松抗旱性评价的研究表明，SOD 活性、可溶性蛋白含量、针叶含水量、叶绿素含量、MDA 含量可以作为重要的抗旱鉴定指标[22]；而柏树的抗旱性关键评价指标则是光合速率、蒸腾速率、水分利用效率及脯氨酸、可溶性糖含量[23]。不同物种的抗旱性鉴定指标虽略有差异，但都是对干旱敏感且参与核心抗旱过程的生理指标。另外，在构建植物抗旱评价体系方面，王月平等[5]构建了不同的抗旱模型并进行了验证，结果表明 *D* 值模型是最佳的抗旱评价模型。而本研究发现，用 4 种模型（CDC、CDI、*D*、WDC）评价兴安落叶松幼苗抗旱性的结果与其损伤表型的相关性存在差异，这是因为抗旱系数（DC）主要是突出单株落叶松的绝对抗旱性，而抗旱指数（DI）增加了对抗旱性筛选的分辨率，但忽视了整体的抗旱水平[24]；抗旱性综合度量值（*D*）、加权抗旱系数（WDC）则整体考虑了干旱胁迫下所调查各性状间的相互关系和重要性，但也面临着因个别性状而导致整体数值下降或上升的风险[25]，这反映了不同评价模型在评价植物抗旱性上的差异。因此，提升模型可靠性还需要将能反映干旱内部生理状态的指标与外部损伤形态紧密关联，故需借助落叶松损伤表型以验证模型的准确性。

叶片是植物对干旱胁迫最敏感的器官，其颜色和形态的变化能反映植物受胁迫的程度。当植物感知到干旱胁迫时，叶片会下垂、卷曲、萎蔫，抗旱性越弱萎蔫程度越重，而且叶片还会褪色，甚至失绿发黄[16, 26]，这些都能反映植物的抗旱能力。因此，将兴安落叶松针叶损伤表型与抗旱性综合评价模型得到的结果进行关联验证，实质上是将外部形态变化与内部生理响应相结合，有效提高了抗旱性综合评价的准确性。本研究通过这一策略，最终筛选出与损伤表型高度吻合的 *D* 值模型，为兴安落叶松抗旱性鉴定提供了可靠方法。

同时，本试验对兴安落叶松苗期的 *D* 值与不同干旱胁迫下损伤等级进行 Logistic 回归分析，发现在中度干旱胁迫下，*D* 值低于 0.505 的幼苗属于干旱敏感型；在重度干旱胁迫下，*D* 值低于 0.444 的幼苗属于干旱敏感型。Logistic 回归分析这一方法在植物逆境生理研究中被广泛采用[15, 27-28]，本研究通过 Logistic 回归分析，成功将多维生理指标整合而成的抗旱性综合度量值（*D*）转化为一个具有判别意义的工具，确定的耐受阈值为兴安落叶松幼苗的干旱耐受性评价提供了一个客观、量化的标准。在林业生产或苗圃管理中，通过监测相关指标并计算 *D* 值，可筛选出抗旱性强的植株。未来的研究可在此基础上，进一步验证该模型和阈值在不同立地条件或不同发育阶段兴安落叶松中的适用性。

[参考文献]

[1] 吕媛. 落叶松苗木抗旱性研究进展[J]. 辽宁林业科技，2024(3)：58-60.
LÜ Y. Research progress on drought resistance of *Larch* seedlings[J]. Liaoning Forestry Science and Technology，2024(3)：58-60.

[2] KIM H，JO H，KIM G J，et al. Short-term physiological responses of *Larix kaempferi* seedlings to spring warming and drought manipulation [J]. Forest Science and Technology，2021，17(4)：197-205.

[3] ZHANG X T，GAO X L，LIU B，et al. Transcriptome and metabolome reveal the primary and secondary metabolism changes in *Larix gmelinii* seedlings under abiotic stress[J]. BMC Plant Biology，2024，24(1)：1128.

[4] GARCIA-FORNER N，SALA A，BIEL C，et al. Individual traits as determinants of time to death under extreme drought in *Pinus sylvestris* L. purchased [J]. Tree Physiology，2016，36

(10):1196-1209.

[5] 王月平,徐剑文,赵君,等. 棉花抗旱性综合评价及其相关性分析[J]. 江苏农业学报,2024,40(1):1-13.
WANG Y P,XU J W,ZHAO J,et al. Comprehensive evaluation and correlation analysis of drought resistance of cotton[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences,2024,40(1):1-13.

[6] 郑万钧,傅立国,诚静容,等. 中国植物志:第七卷:裸子植物门[M]. 北京:科学出版社,1978:182-187.
ZHENG W J,FU L G,CHENG J R,et al. Flora reipublicae popularis sinicae:tomus 7:gymnospermae[M]. Beijing:Science Press,1978:182-187.

[7] GAO M L,ZHAO G H,ZHANG S N,et al. Priority conservation area of *Larix gmelinii* under climate change:application of an ensemble modeling[J]. Frontiers in Plant Science,2023,14:1177307.

[8] 王涛. 大兴安岭东部地区天然落叶松和白桦基础单木模型研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2022.
WANG T. Basic individual tree model research for natural larch and birch in the eastern of Daxing'an mountains[D]. Harbin:Northeast Forestry University,2022.

[9] 张蕾,姜鹏飞,王一鸣,等. 苦杨×小叶杨杂交F_1代苗期抗旱性比较研究[J]. 植物学报,2023,58(4):519-534.
ZHANG L,JIANG P F,WANG Y M,et al. Comparative study on the drought resistance of young seedling from *Populus laurifolia*×*P. simonii* F_1 progeny [J]. Chinese Bulletin of Botany,2023,58(4):519-534.

[10] 陆妍,姚文蓉,耿茁箐,等. 外源一氧化氮对干旱胁迫下益母草生长及品质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2025,53(12):217-226.
LU X,YAO W R,GERN Z Q,et al. Effects of exogenous nitric oxide on the growth and quality of *Leonurus japonicus* under drought stress[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2025,53(12): 217-226.

[11] 殷衫,孙宁骁,刘春江,等. 植物叶片蜡质含量测量方法:CN110243852A[P]. 2019-09-17.
YIN S,SUN N X,LIU C J,et al. Method for measuring plant leaf wax content: 201910492464.1[P]. 2019-09-17.

[12] 王晓莉,徐嘉宁,罗弦,等. 干旱胁迫下外源多巴胺对枇杷幼苗光合特性及抗氧化系统的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2025,53(5):109-116.
WANG X L,XU J N,LUO X,et al. Effects of exogenous dopamine on photosynthetic characteristics and antioxidant system of loquat seedlings under drought stress[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2025,53(5):109-116.

[13] 常卓. 基于红外热成像技术的植物耐盐性评价研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2021.
CHANG Z. Research on evaluation of plant salt tolerance based on infrared thermal imaging technology[D]. Beijing:Chinese Academy of Forestry,2021.

[14] 张旭东. 青海省海西州地区枸杞叶中甜菜碱含量研究[J]. 青海科技,2022,29(6):154-160.
ZHANG X D. Research on betaine content in wolfberry leaves in Haixi prefecture of Qinghai Province[J]. Qinghai Science and Technology,2022,29(6):154-160.

[15] 鲁亚洲. Logistic回归模型及其应用[J]. 魅力中国,2019(29):65.
LU Y Z. Logistic regression model and its application[J]. Charming China,2019(29):65.

[16] DU M F,DING G J,CAI Q. The transcriptomic responses of *Pinus massoniana* to drought stress[J]. Forests,2018,9(6):326.

[17] SASANI N,PÂQUES L E,BOULANGER G,et al. Physiological and anatomical responses to drought stress differ between two larch species and their hybrid[J]. Trees,2021,35(5):1467-1484.

[18] JEONG U,HAN S H,KIM D,et al. Exploring the efficient irrigation period for *Larix kaempferi* seedlings in nursery pots in greenhouse conditions using optical measurements[J]. Forests,2024,15(8):1303.

[19] ZHUANG J,WANG Y L,CHI Y G,et al. Drought stress strengthens the link between chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic traits[J]. PeerJ,2020,8:e10046.

[20] MECHRI B,TEKAYA M,ATTIA F,et al. Drought stress improved the capacity of *Rhizophagus irregularis* for inducing the accumulation of oleuropein and mannitol in olive (*Olea europaea*) roots[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2020,156:178-191.

[21] 刘成尧,梁思懿,吴俊文,等. 云南松幼苗生长及生理生化特性对干旱复水的响应[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2026,54(1):99-108.
LIU C Y,LIANG S Y,WU J W,et al. Response of growth and physiological-biochemical characteristics of *Pinus yunnanensis* seedlings to drought and re-watering[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2026,54(1):99-108.

[22] 孟庆阳. 白皮松种质资源抗旱性评价研究[D]. 河南,洛阳:河南科技大学,2015.
MENG Q Y. Study on drought resistance evaluation of *Pinus bungeana* germplasm resource[D]. Luoyang,Henan:Henan University of Science and Technology,2015.

[23] 刘建锋,史胜青,江泽平. 几种引进柏树的抗旱性评价[J]. 西北林学院学报,2011,26(1):13-17,60.
LIU J F,SHI S Q,JIANG Z P. Drought-resistance of several exotic cypress species[J]. Journal of Northwest Forestry University,2011,26(1):13-17,60.

[24] 张龙龙,杨明明,董剑,等. 三个小麦新品种不同生育阶段抗旱性的综合评价[J]. 麦类作物学报,2016,36(4):426-434.
ZHANG L L,YANG M M,DONG J,et al. Comprehensive analysis of drought resistance of three new wheat cultivars at different growth stages[J]. Journal of Triticeae Crops,2016,36(4):426-434.

(下转第83页)