网络出版时间:2026-03-13 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.09.015

干旱胁迫下3种沙生植物光合系统与生理指标的协同变化及耐旱能力评估

胡小柯[1,2],王方琳[1,2],贺访印[1,2],王昱淇[1],柴成武[1],赵鹏[1]
(1 甘肃省治沙研究所,甘肃 兰州 730070;2 甘肃省荒漠化防治重点实验室,甘肃 武威 733000)

[摘 要] 【目的】明确梭梭、白刺、沙蒿3种荒漠植物的光合与生理协同抗旱机制,建立多指标协同的耐旱性评价体系。【方法】以3种植物盆栽实生苗为对象,通过自然干旱处理构建梯度干旱胁迫,测定叶片叶绿素含量、叶绿素荧光参数及相对含水量、细胞膜透性、渗透调节物质含量、抗氧化酶活性,结合相关性分析揭示指标协同变化规律。【结果】在干旱胁迫下,3种植物叶片光合与生理指标均呈规律性变化:梭梭叶片相对含水量降幅最小、丙二醛积累量最少,叶绿素荧光参数(F_v/F_m、NPQ)稳定性最优;白刺通过早期激活过氧化氢酶(CAT)与脯氨酸积累响应胁迫,光合效率与CAT协同性突出;沙蒿各项指标波动最显著,光合参数与过氧化物酶(POD)活性呈负相关。相关性分析结果显示,梭梭叶片光合指标与渗透调节物质含量、抗氧化酶活性呈极显著正相关,白刺光合效率与CAT协同性突出,沙蒿光合参数与POD活性呈负相关,3种植物光合与生理协同模式存在本质差异。【结论】梭梭通过光合系统与渗透调节、抗氧化系统的强协同性维持耐旱优势,耐旱能力最优;白刺依赖光合与过氧化氢酶的协同适配过渡区环境,耐旱能力次之;沙蒿协同调控能力较弱。梭梭、白刺、沙蒿3种植物的耐旱性及其光合生理协同调控能力的差异,与其自然分布的水分梯度特征高度适配。

[关键词] 荒漠植物;干旱胁迫;生理响应;耐旱能力
[中图分类号] S184;Q945.11;Q948.112+3 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)09-0151-11

Synergistic changes and drought tolerance assessment of photosynthetic systems and physiological indicators of three desert plants under drought stress

HU Xiaoke[1,2], WANG Fanglin[1,2], HE Fangyin[1,2], WANG Yuqi[1], CHAI Chengwu[1], ZHAO Peng[1]
(1 *Gansu Desert Control Research Instituite, Lanzhou, Gansu* 730070, *China*; 2 *Gansu Provincial Key Laboratory of Desertification Prevention and Control, Wuwei, Gansu* 733000, *China*)

Abstract: 【Objective】 This study aims to clarify the synergistic drought-resistance mechanisms of photosynthesis and physiology in three typical desert plants (*Haloxylon ammodendron*, *Nitraria tangutorum* and *Artemisia desertorum*), and establish a comprehensive drought tolerance evaluation system based on multi-index synergy. 【Method】 Potted seedlings of the three species were treated with a gradient of natural drought stress. A range of photosynthetic and physiological indicators was measured, including leaf chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, leaf relative water content (RWC), cell membrane permeability, contents of os-

[收稿日期] 2025-09-25 [修回日期] 2025-12-26
[基金项目] 甘肃省第二批陇原青年英才项目(2023-11);甘肃省林业和草原科技创新项目(LCCX202404);中国工程院战略研究与咨询项目(2024-DFZD-32);国家自然科学基金项目(U22A20452)
[作者简介] 胡小柯(1983—),女,河南南阳人,高级工程师,主要从事植物生态监测和荒漠化防治研究。E-mail:huxiaoke525@163.com
[通信作者] 王方琳(1985—),女,甘肃天水人,研究员,主要从事植物生理生态和荒漠化防治研究。E-mail:wangfanglin2008@163.com

motic adjustment substances, and activities of antioxidant enzymes. Correlation analysis was performed to reveal the coordination patterns among these indicators.【Result】Under drought stress, both photosynthetic and physiological indicators of the three species exhibited regular changes. The relative water content of *H. ammodendron* leaves showed the smallest decrease, with the least accumulation of malondialdehyde and the best stability of chlorophyll fluorescence parameters (F_v/F_m, NPQ). *N. tangutorum* responded to stress by early activation of catalase (CAT) and accumulation of proline, demonstrating outstanding synergy between photosynthetic efficiency and CAT activity. *A. desertorum* exhibited the most significant fluctuations in various indicators, with a negative correlation between photosynthetic parameters and peroxidase (POD) activity. Correlation analysis showed that the photosynthetic indicators of *H. ammodendron* leaves were highly significantly positively correlated with the content of osmoregulatory substances and antioxidant enzyme activities. The photosynthetic efficiency of *N. tangutorum* was highly synergistic with CAT activity, while the photosynthetic parameters of *A. desertorum* were negatively correlated with POD activity. Fundamental differences existed in the synergistic modes of photosynthesis and physiology among the three plant species.【Conclusion】*H. ammodendron* maintains its superior drought tolerance through strong synergy among its photosynthetic system, osmotic regulation, and antioxidant system. *N. tangutorum*, relies on the synergistic adaptation of photosynthesis and catalase activity to the transitional zone environment, ranking second in drought tolerance. *A. desertorum* exhibits relatively weak synergistic regulation ability. The differences in drought tolerance and photosynthetic physiological coregulation capabilities among *H. ammodendron*, *N. tangutorum*, and *A. desertorum* are highly consistent with the characteristics of the water gradients in their natural distributions.

Key words: desert plants; drought stress; physiological response; drought tolerance

干旱作为全球最主要的非生物胁迫之一,在中国西北荒漠区尤为突出,水资源匮乏直接制约植被生长、群落构建与生态系统的稳定[1]。植物应对干旱胁迫的适应能力,不仅取决于单一生理过程的调节,更依赖光合系统与生理防御系统的协同联动[2]。光合系统作为能量代谢核心,其功能稳定性(如光系统Ⅱ活性、叶绿素荧光特性)决定碳同化效率;生理指标(如渗透调节物质、抗氧化酶)则通过维持细胞水分平衡、清除活性氧以保护光合机构,二者的协同响应是荒漠植物抵御干旱的关键机制,且大量研究证实,这种协同性越强,物种耐旱能力通常越突出,这一规律为耐旱植物筛选提供了科学依据[2-4]。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)均为西北干旱荒漠区典型先锋建群种,具有极强的防风固沙与生态修复功能,但三者的自然分布呈现明显的气候—土壤区域化[5]。梭梭主要分布于极端干旱、土壤贫瘠的流动沙丘与砾质荒漠,依赖深层根系适配缺水环境;白刺多见于干旱、半干旱过渡区的沙质草地与盐湖边缘,通过形成白刺沙包改善局部土壤水分条件;沙蒿则广泛分布于荒漠草原、沙化耕地等水分条件相对较好的区域,凭借化感效应占据生态位[6-8]。这种分布差异导致三者的耐旱机制与光合、生理协同策略可能存在本质区别,但目前鲜见此方面的研究报道。

迄今,已有研究围绕以上3种荒漠植物的光合及叶绿素对干旱胁迫的响应展开了初步探索,证明干旱胁迫下三者叶绿素含量下降、光系统Ⅱ最大光化学效率(F_v/F_m)降低,并通过调节光合电子传递效率减少光损伤,初步判定梭梭耐旱性强于白刺与沙蒿[9]。然而,这些研究多聚焦于光合系统或生理指标的独立变化,对光合参数与生理指标的协同联动机制研究不足,未明确二者如何通过信号传导、物质代谢耦合形成抗旱合力;另外,现有研究未充分阐明光合与生理协同性与耐旱能力的关联,即协同性增强如何具体提升植物的干旱耐受能力,这限制了物种在荒漠生态修复中的精准配置和合理应用。

基于此,本研究参考吴芹等[10]的方法,在前人关于3种荒漠植物光合及叶绿素对干旱胁迫响应研究[9]的基础上,以梭梭、白刺、沙蒿盆栽实生苗为对象,通过土壤自然干旱处理构建多级干旱胁迫梯度,测定叶片光合以及相对含水量、细胞膜透性、渗透调节物质含量、抗氧化酶活性等生理指标,系统分析干旱胁迫下3种植物光合与生理指标的协同变化规律,揭示物种与其分布区的适配关系,明确光合、生理协同性与耐旱能力的关联,建立多指标协同的耐旱性综合评价

体系，为干旱荒漠区植被恢复工程中的物种筛选、配置及培育提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料及设计

试验于 2024 年 5－8 月在甘肃省治沙研究所荒漠化防治重点实验室苗圃进行。参试材料为上年度培育的梭梭、白刺、沙蒿盆栽实生苗，花盆底径 15 cm、口径 21 cm、高 33 cm，每盆 1 株，栽培基质为取自民勤治沙综合试验站的纯沙土，移栽后充分浇水，常规管理。7 月 31 日将花盆移入顶部覆盖透明聚乙烯材料的可移动式遮雨棚中，浇一次透水后开始断水进行干旱胁迫试验。试验共进行 30 d，其间埋设 EM50 水分探头，每隔 1 h 测定土壤温度及土壤含水量（体积含水量）。前期预试验表明，该盆栽规格与土壤基质条件下，断水 30 d 可形成从轻度干旱到重度干旱的完整胁迫梯度（土壤体积含水量从 18.3% 降至 3.5% 左右，接近凋萎含水量），能全面覆盖 3 种植物从生理适应到胁迫响应的关键阶段；此外，结合已有荒漠植物干旱胁迫研究周期（21～45 d），30 d 可有效捕捉光合与生理指标的动态协同变化，叶片未完全枯萎、茎干保持鲜活，叶绿素荧光参数 F_v/F_m 仍维持在 0.6 以上，符合植物存活的核心判定标准，避免因植株死亡导致指标测定失效。基于测定的土壤体积含水量数据，结合叶片相对含水量（RWC）阈值，将试验期划分为轻度干旱（0～6 d，土壤含水量 12%～18.3%，RWC≥75%）、中度干旱（7～18 d，土壤含水量 6%～12%，RWC 为 55%～75%）、重度干旱（19～24 d，土壤含水量 4%～6%，RWC 为 40%～55%）、极端干旱（25～30 d，土壤含水量 3.5%～4%，RWC≤40%）。

试验期间选取长势相近的 3 种植物各 5 盆挂牌标记，每隔 6 d 取叶片样品 1 次。于上午 8:00－9:00 采集植物叶片样品，取样后带回实验室，一部分叶片样品进行叶片相对含水量、电导率、叶绿素含量测定，一部分叶片样品包入锡箔纸后用液氮速冻，之后放入－80 ℃冰箱中，用于测试其他生理生化指标。

1.2　测定项目与方法

参照李合生[11]的方法，植物叶片相对含水量（RWC）及水分亏缺（RWD）采用烘干法测定；叶绿素荧光参数采用叶绿素荧光成像系统（CF-imager）测定；叶绿素（Chl）含量经乙醇-丙酮-蒸馏水（乙醇∶丙酮∶水体积比＝45∶45∶10）浸泡提取后，采用分光光度法测定；相对电导率（REC）采用电导率仪（CD400）测定；丙二醛（MDA）含量采用硫代巴比妥酸法测定；可溶性糖（SSC）含量采用蒽酮比色法测定；可溶性蛋白（SPC）含量采用考马斯亮蓝 G-250 法测定；脯氨酸（Pro）含量采用茚三酮染色法测定。参照郭郁频等[12]的方法，过氧化氢酶（CAT）活性采用紫外分光光度法测定，过氧化物酶（POD）活性采用愈创木酚法测定，超氧化物歧化酶（SOD）活性采用氮蓝四唑光还原法测定。以上每个测定指标均 5 次重复。

1.3　数据处理

通过 Microsoft Excel 2003 及 SPSS19.0 进行试验数据处理及作图，试验结果采用 ANOVA 进行单因素（one-way ANOVA）方差分析。

2　结果与分析

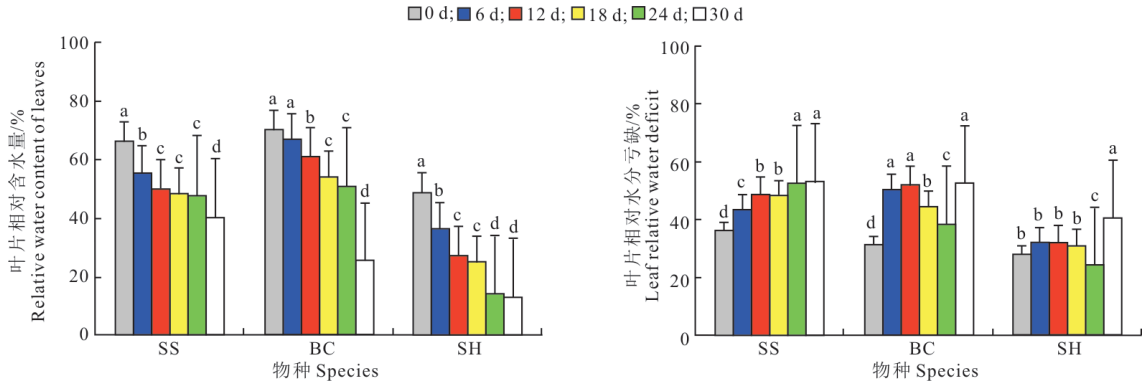
2.1　干旱胁迫对沙生植物叶片水分含量的影响

图 1 显示，3 种沙生植物叶片相对含水量（RWC）均随干旱胁迫时间的增加而逐渐降低，且降幅大多达到显著水平，并以梭梭在胁迫期间的降幅最小；在胁迫 30 d 时，梭梭、白刺、沙蒿 RWC 比处理 0 d 时降低幅度分别为 39.00%，63.73% 和 73.24%。同时，随干旱胁迫时间的增加，梭梭叶片相对水分亏缺（RWD）逐渐升高，白刺、沙蒿叶片 RWD 均先升后降再升，在胁迫 24 d 时显著降低；与处理 0 d 相比，梭梭和白刺 RWD 在胁迫期间均显著增加，而沙蒿 RWD 在 6～18 d 稍高，在 24 d 时显著降低，仅在 30 d 时显著升高，梭梭、白刺、沙蒿 RWD 在胁迫 30 d 时分别显著升高 16.83%，16.02%，17.00%。试验结果表明，3 种沙生植物的叶片水分状况对干旱胁迫的响应模式存在显著差异，且梭梭的水分维持能力优于白刺和沙蒿。

2.2　干旱胁迫对沙生植物叶片细胞质膜透性和丙二醛含量的影响

3 种植物叶片相对电导率（REC）和丙二醛（MDA）含量均随干旱胁迫时间的增加而升高（图 2）。其中，梭梭、白刺、沙蒿叶片 REC 在胁迫 6～18 d 相对稳定，胁迫 30 d 时均达到峰值，在胁迫期间始终显著高于 0 d，在 30 d 时升高幅度分别为 73.04%，67.28%，51.32%。3 种植物叶片 MDA 含量以梭梭升高幅度最小，仅在胁迫 24 和 30 d 时增幅才达到显著水平；白刺、沙蒿 MDA 含量在胁迫 0～12 d 变化较为平稳，在 18～24 d 时剧烈升高，在胁迫 30 d 分别比胁迫 0 d 时显著升高 62.37%，62.86%。

试验结果表明,持续干旱对白刺、沙蒿伤害程度较大,而梭梭受到伤害较小。



SS、BC、SH 分别指梭梭、白刺、沙蒿;同一物种内不同小写字母表示处理时间之间差异显著($P<0.05$)。下同。

SS, BC, and SH refer to *H. ammodendron*, *N. tangutorum*, and *A. desertorum*, respective. Different lowercase letters in the same species indicate significant differences among treatment times at $P<0.05$. The same below.

图 1 干旱胁迫过程中 3 种植物叶片相对含水量和相对水分亏缺变化特征

Fig. 1 Changes in leaf relative water content and relative water deficit of the three species during drought stress

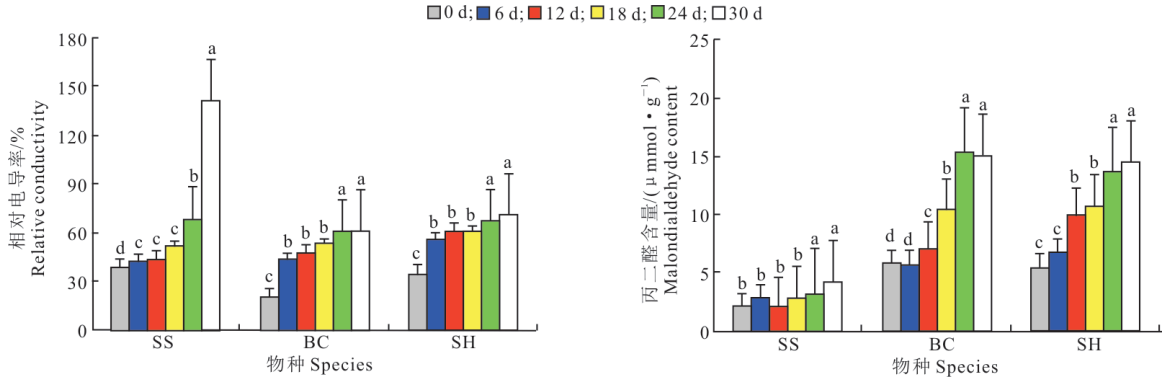


图 2 干旱胁迫过程中 3 种植物叶片相对电导率和丙二醛含量变化特征

Fig. 2 Changes in leaf relative conductivity and malondialdehyde content in leaves of the three species during drought stress

2.3 干旱胁迫对沙生植物叶片渗透调节物质含量的影响

图 3 显示,3 种沙生植物叶片可溶性糖含量(SSC)随胁迫时间的增加而升高,且白刺在胁迫 6 d 时均显著增加,梭梭和沙蒿在胁迫 12 d 时也都显著升高;梭梭的 SSC 在胁迫 30 d 达到峰值,白刺、沙蒿则在胁迫 24 d 时达到峰值,其峰值分别比 0 d 时显著升高 69.77%,63.65% 和 34.61%。3 种植物叶片可溶性蛋白含量(SPC)整体上随胁迫时间的延长呈上升趋势,变化趋势均较为平缓,但植物间的敏感性存在差异。其中,白刺叶片 SPC 在胁迫 6 d 时就显著升高,并在胁迫 18,30 d 进一步显著升高,对干旱胁迫较敏感;梭梭、沙蒿叶片 SPC 在胁迫 0~18 d 均无明显变化,在 24~30 d 剧烈升高,两者 SPC 对干旱胁迫敏感性较差。3 种植物叶片脯氨酸(Pro)含量随胁迫时间的增加均呈先升高后降低的趋势,且反应比较敏感,在胁迫期间始终显著高于 0 d;梭梭、沙蒿 Pro 含量在胁迫 24 d 时达到峰值,白刺 Pro 含量在胁迫 18 d 时达到峰值,其峰值分别比处理 0 d 时显著升高 87.73%,81.99%,32.39%。以上结果说明,3 种沙生植物均通过积累渗透调节物质来响应干旱胁迫,但各类物质的积累时序、峰值节点与增幅存在物种特异性,反映出其不同的渗透调节策略。

2.4 干旱胁迫对沙生植物叶片抗氧化酶活性的影响

在干旱胁迫过程中,3 种植物叶片过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性整体呈上升趋势,而其过氧化物酶(POD)活性呈先升后降的趋势,但各种植物响应的敏感性有明显差异(图 4)。其中,白刺 CAT 活性对干旱胁迫最早做出反应,在胁迫 6 d 时就显著升高,其后缓慢上升但再无显著变化;梭梭 CAT 活性在胁迫 18 d 才显著升高,其后再无显著变化;沙蒿 CAT 活性在整个胁迫过程中始终无显著变化;胁迫 30 d 时,白刺、梭梭、沙蒿 CAT 活性比 0 d 时分别显著升高 25.82%,39.81%,4.65%。3 种植物 POD 活性在胁迫 6 d 时就均有显著

变化；梭梭、白刺 POD 活性均在胁迫 18 d 达到峰值，且在处理期间始终显著高于 0 d，而沙蒿 POD 活性在胁迫 12 d 达到峰值，但此时与 0 d 无显著差异，并在其余时间均显著低于 0 d，且时间越长降幅越大。在干旱胁迫过程中，3 种植物 SOD 活性均比 0 d 不同程度升高，并均在胁迫 30 d 达到峰值；梭梭、白刺和沙蒿 SOD 活性增幅分别在胁迫 6，12，24 d 达到显著水平，在胁迫 30 d 时分别比 0 d 显著升高 70.99%，64.46%，65.57%。可见，3 种沙生植物的抗氧化酶系统（CAT、POD、SOD）对干旱胁迫的响应存在显著物种特异性，酶活性的启动时序、峰值节点与增幅差异，直接反映了其抗氧化防御策略的不同。

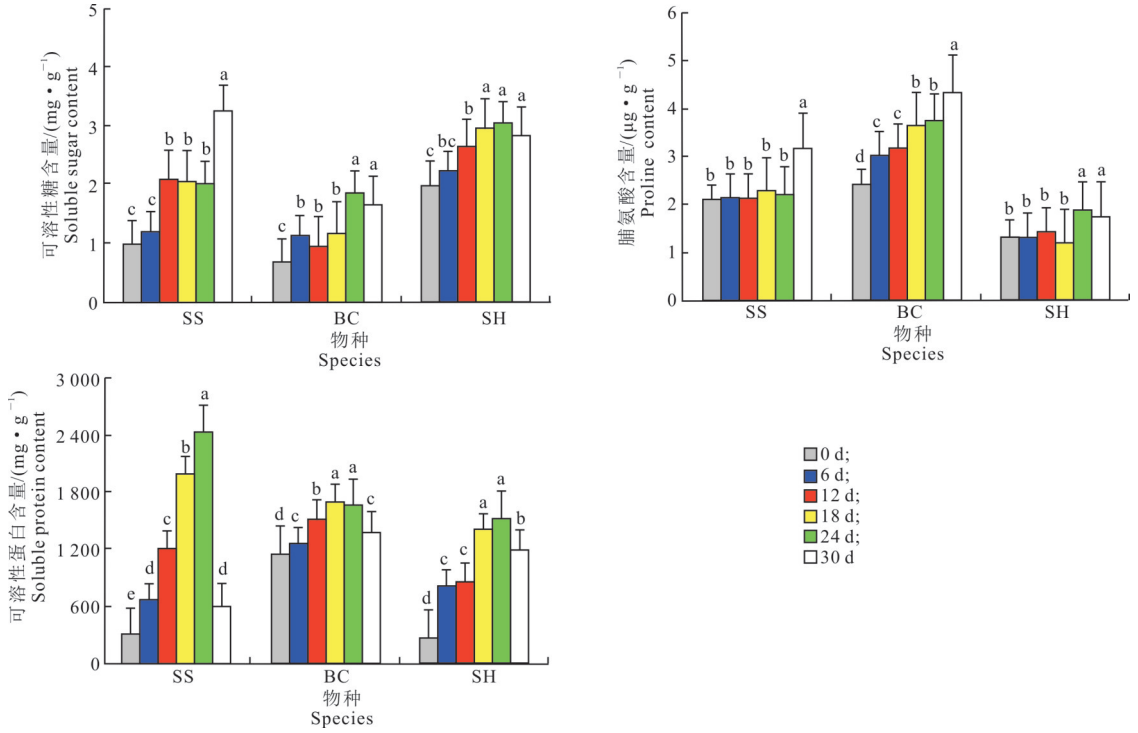


图 3　干旱胁迫过程中 3 种植物叶片渗透调节物质含量的变化特征

Fig. 3　Changes in the contents of osmotic adjustment substances in leaves of the three species during drought stress

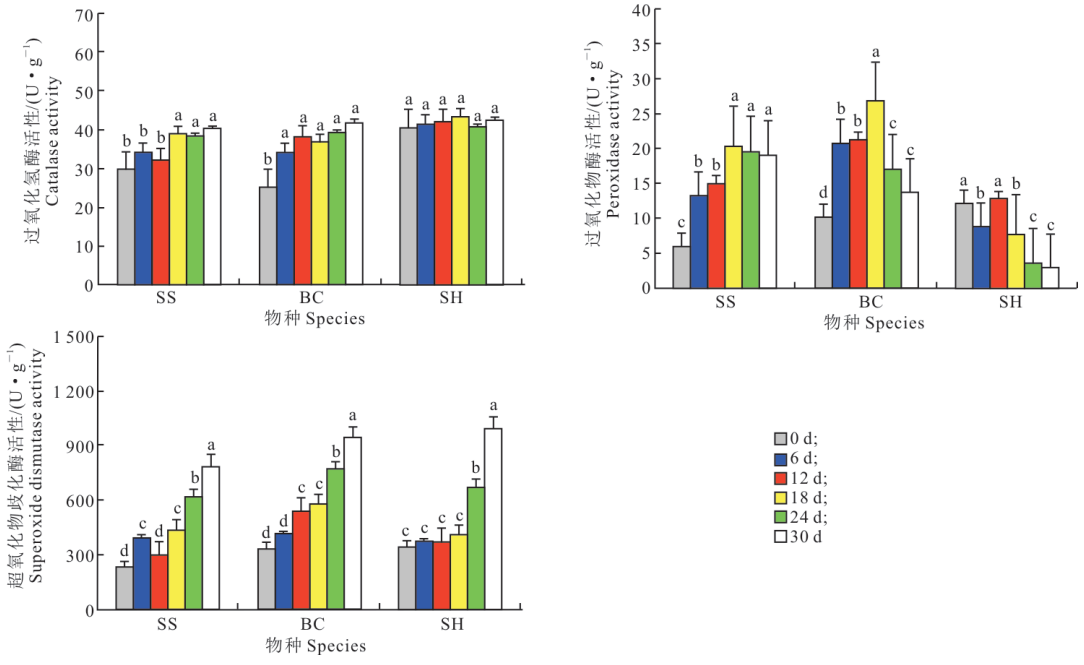


图 4　干旱胁迫过程中 3 种植物叶片抗氧化酶活性的变化特征

Fig. 4　Changes in antioxidant enzyme activities in leaves of the three species during drought stress

2.5 干旱胁迫对沙生植物叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

图5显示,3种植物叶片总叶绿素(Chl)含量及其光系统Ⅱ(PSⅡ)最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ有效光化学效率(F_v'/F_m')和非光化学淬灭系数(NPQ)基本上均随胁迫时间的增加而呈降低的趋势。其中,梭梭和沙蒿Chl含量在整个胁迫期间均显著降低,而白刺仅在12 d和30 d时显著降低;胁迫30 d时,梭梭、白刺和沙蒿Chl含量分别比0 d时显著降低42.32%,39.05%,50.70%,以沙蒿降低幅度最大。与0 d时相比,白刺F_v/F_m在胁迫12~24 d、沙蒿F_v/F_m在胁迫18~30 d、梭梭F_v/F_m在胁迫30 d时显著降低,三者F_v/F_m在其余时间均无显著变化。3种植物F_v'/F_m'与其F_v/F_m具有相似的变化趋势,但比F_v/F_m响应更敏感、变幅更大,如梭梭和沙蒿F_v'/F_m'分别在胁迫24~30 d、6~30 d均比0 d显著降低。梭梭NPQ受到干旱胁迫的影响较小,仅在胁迫18 d显著增加,在其余时间均与0 d无显著差异;白刺NPQ在胁迫期间始终显著低于0 d,并在胁迫24 d达到最小值,30 d时又恢复至6~18 d的水平;沙蒿NPQ在干旱胁迫6 d时无显著变化,在其余时间均比0 d显著降低,在胁迫30 d时降低幅度达74.04%,明显大于同期的梭梭和白刺。

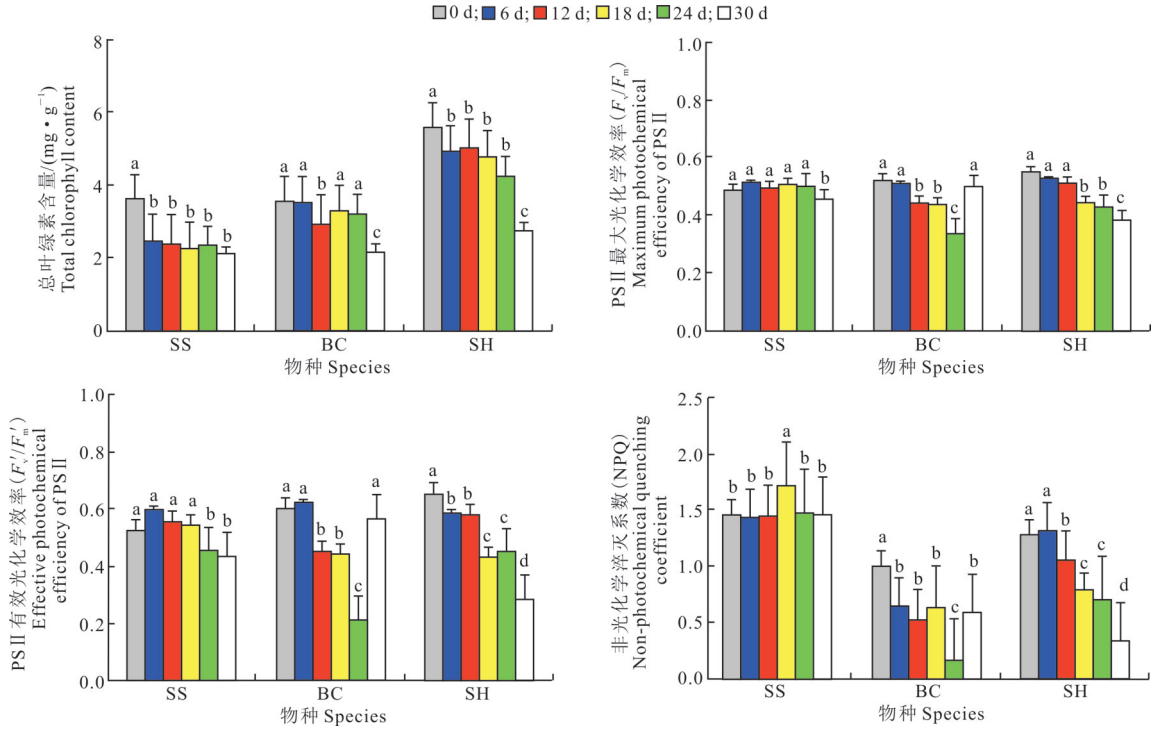


图5 干旱胁迫过程中3种植物叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数变化特征

Fig. 5 Changes in chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the three species during drought stress

2.6 3种沙生植物光合及生理指标间的相关性分析

梭梭、白刺与沙蒿3种沙生植物生理指标的相关性分析显示,物种间生理系统的关联特征存在显著分化,反映出不同荒漠植物对干旱环境的差异化适应策略。

从表1可知,梭梭总叶绿素(Chl)与F_v/F_m、MDA、SSC、SPC、Pro、CAT、SOD均呈极显著正相关,表明叶绿素合成与抗氧化酶活性、渗透调节物质积累存在正向协同关系。F_v/F_m与MDA、SSC、SPC、Pro、CAT、SOD均呈极显著正相关,反映梭梭光系统的光能转化效率与膜脂过氧化程度、渗透调节物质合成的紧密关联;而REC与MDA呈正相关,体现梭梭水分调节与渗透调节系统的高度协同性。NPQ与MDA、SSC、SPC、Pro、CAT呈负相关,反映非光化学猝灭与可溶性糖积累、可溶性糖与超氧化物歧化酶活性间的生理过程制衡。此外,部分指标间相关性较弱,表明这些指标间的线性关联程度较低,其相互作用可能受其他生理过程的间接调控。

白刺光合参数、渗透调节物质与抗氧化酶系统间存在显著关联。光合参数方面,总叶绿素(Chl)与F_v/F_m、F_v'/F_m'、POD呈极显著正相关,F_v/F_m与F_v'/F_m'呈极显著正相关,反映白刺光系统的光能转化效率与叶绿素含量、非光化学猝灭的热耗散过程

高度协同。渗透调节物质间表现出较强的协同效应，POD 与 SPC、Pro 呈极显著正相关，表明白刺在应对环境胁迫时，可溶性糖、可溶性蛋白与脯氨酸的积累存在联动调控机制。REC 与 SPC、SSC 呈显著负相关，与 Pro 呈负相关，反映叶片含水量与细胞膜透性的变化及渗透调节物质积累存在拮抗效应；Pro 与 REC 虽未达显著水平，但也呈现一定负相关趋势，暗示细胞膜损伤程度与脯氨酸积累间的制衡关系。

表 1　3 种荒漠植物光合及生理指标的 Pearson 相关分析

Table 1　Pearson correlation analysis of photosynthetic and physiological indices of three desert plant species

植物 Plants	指标 Metrics	Chl	F_v/F_m	NPQ	F_v'/F_m'	REC	MDA	SSC	SPC	Pro	CAT	POD	SOD
梭梭 *Haloxylon ammodendron*	Chl	1											
	F_v/F_m	0.284**	1										
	NPQ	0.612*	0.091	1									
	F_v'/F_m'	0.681*	0.516	0.337*	1								
	REC	0.377	0.258	0.219*	0.156	1							
	MDA	0.251**	0.336**	−0.518	0.255	0.662**	1						
	SSC	0.337**	0.219**	−0.549	0.228*	0.337	0.252	1					
	SPC	0.912**	0.346**	−0.357	0.313*	0.712	0.261	0.653	1				
	Pro	0.364**	0.816**	−0.376	0.152*	0.706	0.228	0.515	0.691	1			
	CAT	0.448**	0.281**	−0.338	0.647	0.336	0.910	0.380	0.281	0.640	1		
	POD	0.281	0.397	0.921	0.844	0.318	−0.249	0.612	0.624	0.286	0.614	1	
	SOD	0.569**	0.468**	0.546	0.685	0.801	−0.772	0.664	0.994	0.331	0.324	0.627	1
白刺 *Nitraria tangutorum*	Chl	1											
	F_v/F_m	0.652**	1										
	NPQ	0.128	0.446	1									
	F_v'/F_m'	0.364**	0.021**	0.991	1								
	REC	0.330	0.881	0.254	0.219	1							
	MDA	0.265	0.264	0.625	0.211	0.050	1						
	SSC	0.241	0.358	0.166	0.468	−0.261*	0.347	1					
	SPC	0.821	0.564	0.373	0.076	−0.112*	0.554	0.801	1				
	Pro	0.299	0.742	0.228	0.604	−0.431	0.309	0.621	0.261	1			
	CAT	0.457	0.556	0.606	0.711	0.550	0.808	0.416	0.221	0.509	1		
	POD	0.125**	0.216	0.350	0.521	0.261	0.261	0.328	0.316**	0.214**	0.268	1	
	SOD	0.236	0.364	0.443	0.507	0.208	0.314	0.612	0.217	0.059	0.334	0.257	1
沙蒿 *Artemisia desertorum*	Chl	1											
	F_v/F_m	0.018**	1										
	NPQ	0.266**	0.303**	1									
	F_v'/F_m'	0.203	−0.261	0.346	1								
	REC	0.511**	0.199**	0.108**	0.329	1							
	MDA	0.412	0.084	0.560	0.519	0.320	1						
	SSC	0.618	0.164	0.018	0.726	0.264	0.346	1					
	SPC	0.259	0.049	0.206	0.468	0.221	0.258	0.526	1				
	Pro	0.156	0.264	0.227	0.151	0.205	0.361	0.419	0.316	1			
	CAT	0.334	−0.228	−0.105	−0.229	0.344	0.231	0.627	0.842	0.649	1		
	POD	0.216	0.604	0.334	0.306	0.218	0.337	0.418	0.379	0.257	0.109	1	
	SOD	0.745	0.159	0.333	0.119	0.910	0.261	0.440	0.346	0.333	0.584	0.792	1

注：Chl. 总叶绿素含量；F_v/F_m. PSⅡ最大光化学效率；NPQ. 非光化学淬灭系数；F_v'/F_m'. PSⅡ有效光化学效率；REC. 相对电导率；MDA. 丙二醛含量；SSC. 可溶性糖含量；SPC. 可溶性蛋白含量；Pro. 脯氨酸含量；CAT. 过氧化氢酶活性；POD. 过氧化物酶活性；SOD. 超氧化物歧化酶活性。*表示显著相关；**表示极显著相关。

Note: Chl. Total chlorophyll content; F_v/F_m. Maximal photochemical efficiency of PSⅡ; NPQ. Non-photochemical quenching coefficient; F_v'/F_m'. Effective photochemical efficiency of PSⅡ; REC. Relative conductivity; MDA. Malondialdehyde content; SSC. Soluble sugar content; SPC. Soluble protein content; Pro. Proline content; CAT. Catalase activity; POD. Peroxidase activity; SOD. Superoxide dismutase activity. * indicate significant correlation; ** indicate extremely significant correlation.

沙蒿叶绿素、光合参数、渗透调节物质与抗氧化酶系统间线性相关的方向和强度差异明显。叶绿素（Chl）与光合及细胞膜指标的关联尤为突出，其与 F_v/F_m、NPQ 均呈极显著相关，F_v/F_m 与 NPQ、REC 呈极显著相关，表明沙蒿光合参数的变化与光系统非光化学猝灭、细胞膜透性及叶片含水量的改

变存在高度协同关联。光合系统与抗氧化酶系统中,CAT与F_v/F_m、NPQ、F_v'/F_m'呈负相关,反映光系统有效光化学效率与最大光化学效率、过氧化氢酶活性与光合最大光化学效率间的生理制衡;F_v'/F_m'与CAT的负相关,也暗示光系统功能与抗氧化酶活性的反向调控关系。

整体而言,梭梭凭借光合、渗透调节、抗氧化三大系统的高度协同,构建了更为稳固的干旱适应生理网络;白刺表现为光合-渗透调节系统强联动的特征;沙蒿则以抗氧化酶与渗透调节物质中等程度协同为核心,3种植物的相关性分化是其长期适应荒漠异质生境生理响应的体现。

3 讨 论

3.1 荒漠植物物种间水分分配策略的差异性

叶片RWC和RWD是表征植物水分状况与保水能力的核心生理指标,其动态变化直接反映物种对干旱环境的适应性[13]。本研究中3种荒漠植物RWC均随干旱胁迫强度的加剧呈下降趋势,但物种间降幅存在显著差异:梭梭RWC仅下降39%,显著低于白刺和沙蒿,这与李浩等[14]在古尔班通古特沙漠的研究结果一致,即梭梭通过长期适应荒漠极端干旱环境,形成了以"茎秆高效水力传导—叶片角质层加厚—气孔精准调控"为核心的保水机制,能在水分匮乏条件下维持体内水分平衡。与梭梭相比,白刺和沙蒿RWD在胁迫24 d时显著降低,胁迫30 d时又恢复至中期水平,这种波动式响应模式在沙生灌木中较为罕见,其驱动机制与生理意义尚未明确。类似地,耿东梅等[15]对红砂(*Reaumuria soongorica*)的研究发现,部分沙生植物可通过启动根系深层吸水、地上器官间水分再分配机制,调整水分利用优先等级,以维持关键生理过程。本研究中白刺和沙蒿的这一波动响应,与红砂等沙生植物的水分调控策略相似,其通过阶段性调控细胞膨压、激活渗透调节物质合成等机制适配干旱动态变化,这一特征也为解析沙生灌木干旱差异化适应机制提供了新视角。

REC和MDA含量的升高幅度可直接反映干旱胁迫下细胞膜的受损程度。本研究中3种植物REC和MDA含量均随胁迫时间的延长呈上升趋势,但梭梭MDA积累幅度最小,表明其细胞膜过氧化损伤最轻,这与苏培玺等[16]关于梭梭细胞膜稳定性显著优于沙拐枣的研究结论相符。值得注意的是,白刺REC虽升高显著,但MDA积累量与沙蒿相近,暗示其细胞膜在干旱胁迫下虽透性增加,但过氧化损伤未进一步加剧。这一现象与韩蕊莲等[17]对沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)的研究结果类似,即植物可通过渗透调节物质积累和抗氧化酶活性增强,协同抑制膜质过氧化反应,从而减轻细胞膜损伤。

3.2 荒漠植物光合系统与生理代谢的协同防御机制

叶绿素含量是植物光合能力的基础保障,而PSⅡ荧光参数(F_v/F_m、F_v'/F_m'、NPQ等)可快速反映光合机构的功能状态与损伤程度[18]。本研究中3种荒漠植物叶绿素含量均随干旱胁迫时间的延长而降低,其中沙蒿降幅最大,与其F_v/F_m和F_v'/F_m'的剧烈波动高度一致,表明沙蒿光合机构对干旱胁迫更为敏感,其光合系统的稳定性显著低于梭梭和白刺,在中度干旱胁迫下即出现明显的光合抑制。

白刺和梭梭F_v/F_m在干旱胁迫30 d时恢复至初始水平,这一修复机制可能涉及两方面:一是植物通过渗透调节物质积累降低细胞渗透压,减少光合机构脱水损伤;二是借助抗氧化系统高效清除活性氧,避免PSⅡ反应中心发生不可逆失活[19]。相关性分析进一步揭示了光合系统与生理指标的协同关系:梭梭叶绿素含量和F_v/F_m与可溶性糖含量、脯氨酸含量、SOD活性呈极显著正相关,说明其光合系统保护依赖渗透调节与抗氧化系统的协同作用,这与赵长明等[20]对梭梭光合保护机制的研究结论一致;白刺叶绿素含量与CAT活性显著正相关,说明CAT在清除光合机构周围活性氧、维持PSⅡ功能中发挥了关键作用。相比白刺和梭梭,沙蒿POD活性与F_v/F_m、NPQ呈显著负相关,且POD活性在胁迫24 d后被显著抑制,表明其抗氧化系统对光合机构的保护能力有限,这可能是沙蒿光合效率持续下降的重要原因。此外,梭梭NPQ在胁迫中期升高后恢复稳定,体现其通过热耗散调节避免光合机构光损伤的能力,这与马淼等[21]对荒漠植物光合保护机制的研究结论一致,即强抗旱植物可通过热耗散策略,平衡光能利用与损伤防护;而沙蒿NPQ在干旱胁迫末期降幅达74.04%,进一步证实其光合保护机制的脆弱性。

3.3 荒漠植物光合与水分、渗透调节系统的种间差异性

植物光合效率的维持离不开水分供应与渗透

调节的协同支撑，水分亏缺下渗透调节物质的积累可通过降低细胞水势、维持水分吸收，为光合系统提供稳定的生理环境[22]。本研究中，梭梭 RWC 下降幅度小，且可溶性糖在干旱胁迫 12 d 后持续积累，这种稳定保水与持续供能的模式为光合系统提供了双重保障，使其 F_v/F_m 在干旱胁迫 30 d 前保持相对稳定。白刺可溶性蛋白含量在胁迫 6 d 即显著升高，通过快速调节细胞渗透压缓解水分亏缺对光合的抑制，这与其 PSⅡ反应中心保护能力较强的特性相符，也与段娜等[23]的研究结果一致，即白刺在干旱早期即可启动渗透调节机制，其光合系统的抗逆性在沙生灌木中排名靠前。而沙蒿的渗透调节策略存在明显缺陷：其可溶性糖含量在干旱胁迫 24 d 后下降，脯氨酸积累峰值出现时间（胁迫 18 d）早于光合指标恶化出现时间（胁迫 24 d），表明其渗透调节物质供应与光合需求不同步，无法持续为光合系统提供保护。这一现象与周媛等[24]对杜鹃（*Rhododendron cultivars*）在重度干旱下的相关研究结果类似，即渗透调节物质合成能力有限导致其无法应对长期干旱，最终导致光合系统崩溃，这也是沙蒿抗旱性较弱的原因之一。

渗透调节物质的积累是植物抵御干旱的关键策略，本研究中 3 种荒漠植物表现出明显的物种特异性响应。梭梭可溶性糖、脯氨酸含量持续升高至胁迫 30 d，且可溶性糖含量与可溶性蛋白含量呈极显著正相关，表明这些物质的协同积累形成了稳定的渗透调节策略。白刺可溶性蛋白含量在胁迫早期即开始响应，脯氨酸含量峰值出现时间最早（18 d），体现其快速启动、及时调控的渗透调节策略，这与其在民勤沙区的强抗旱排名[9]相符。沙蒿可溶性糖和脯氨酸含量均在干旱胁迫 24 d 后下降，且可溶性蛋白含量对干旱胁迫响应滞后，这种先升后降的波动模式暗示其渗透调节物质合成能力有限，无法应对长期干旱[25-26]。而 3 种荒漠植物渗透调节物质与 REC 均呈负相关，证实渗透调节通过降低细胞水势、减少水分流失，间接保护细胞膜完整性，这与 HSIAO 等[22]的相关研究结论一致，即渗透调节是植物干旱适应中连接水分平衡与细胞膜保护的关键环节，而梭梭和白刺的调节效率显著高于沙蒿，这也是其抗旱能力更强的重要体现。

3.4　荒漠植物抗氧化酶协同机制与抗旱策略差异

抗氧化酶系统（SOD、POD、CAT）是植物清除干旱诱导的活性氧（ROS）、保护细胞功能的核心防线，三者的协同作用效率直接决定植物的抗旱能力[27-28]。本研究中梭梭和白刺表现出早期响应与持续保护相结合的抗氧化模式：CAT 活性在胁迫早期（6 d）即显著升高，SOD 活性持续上升直至胁迫末期（30 d），这种协同作用使两种植物能高效清除超氧阴离子（$O_2^{\cdot-}$）和过氧化氢（H_2O_2），维持 MDA 低水平积累。白刺的抗氧化策略更为全面，3 种抗氧化酶活性均保持较高水平，且其可溶性糖、脯氨酸含量与 CAT 活性呈显著正相关，表明其渗透调节物质与抗氧化酶形成协同策略，进一步提升植物的氧化应激防御能力，从而增强细胞的抗旱防御效率。沙蒿的抗氧化系统则表现出明显的功能缺陷：CAT 活性全程变化幅度较小，POD 活性在胁迫 12 d 后持续下降，仅 SOD 活性保持上升趋势，这种单酶主导的抗氧化模式导致其 ROS 清除效率不足，MDA 积累量显著升高。此外，相关性分析显示沙蒿 POD 活性与光合参数（F_v/F_m、F_v'/F_m'）呈负相关，进一步说明抗氧化酶活性不足是其光合系统损伤的重要诱因。

值得注意的是，3 种荒漠植物 SOD 活性均持续升高至干旱胁迫末期（30 d），表明 SOD 在荒漠植物抗氧化防御中具有核心地位，这与 SCHMIDT 等[29]对全球荒漠植物抗氧化机制的 Meta 分析结果一致，即 SOD 作为 ROS 清除的第一道防线，其持续高活性是荒漠植物适应干旱环境的共性特征。而 POD 和 CAT 的功能分化则是物种抗旱策略差异的重要体现：梭梭和白刺通过 POD 与 CAT 的协同激活实现高效防御，沙蒿则因 POD 活性衰减导致防御体系崩溃，这一差异可能与物种的进化和生境适应性密切相关，需结合基因组学研究进一步揭示其分子调控机制。

4　结　论

在自然干旱胁迫下，3 种荒漠植物均通过调节光合系统功能与生理防御代谢应对水分亏缺，但响应强度与协同模式存在差异。梭梭叶片相对含水量维持能力强，叶绿素荧光参数稳定性高，同时通过可溶性糖、脯氨酸的持续积累与 SOD 活性增强形成高效协同防御体系，表现出光合功能稳定与生理防御强化的协同策略，使其在极端干旱环境中保持较高的碳同化效率与细胞完整性。白刺光合效率与 CAT 活性协同响应显著，通过早期激活 CAT 清除活性氧，配合脯氨酸的快速积累缓解胁迫伤害，

形成生理防御优先,光合功能适度调节的协同模式,适合干旱、半干旱过渡区的水分波动环境;沙蒿叶绿素含量、NPQ与POD活性呈负相关,各项指标波动剧烈,协同调控能力较弱,适应水分条件相对较好的荒漠草原区域。3种植物的耐旱性及其光合生理协同调控能力差异与其自然分布的气候-土壤分化特征高度一致。荒漠植物光合与生理协同策略是决定物种耐旱能力的核心因素,梭梭光合与生理协同效率最高,耐旱能力最优,白刺次之,沙蒿最弱,这一排序与现有研究结论一致且进一步揭示了协同机制的作用。

[参考文献]

[1] 王克勤. 集水造林与水分生态[M]. 北京:中国林业出版社,2002:16-25.
WANG K Q. Water harvesting afforestation and water ecology [M]. Beijing:China Forestry Press,2002:16-25.

[2] 靳军英,张卫华,袁玲. 三种牧草对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 草业学报,2015,24(10):157-165.
JIN J Y,ZHANG W H,YUAN L. Physiological responses of three forages to drought stress and evaluation of their drought resistance[J]. Acta Prataculturae Sinica,2015,24(10):157-165.

[3] 师生波,刘克彪,张莹花,等. 民勤沙生植物园4种云杉属植物光化学特性的趋同适应[J]. 生态学报,2017,37(15):5039-5048.
SHI S B,LIU K B,ZHANG Y H,et al. Convergent adaptation of PS Ⅱ photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden[J]. Acta Ecologica Sinica,2017,37(15):5039-5048.

[4] 李磊,贾志清,朱雅娟,等. 我国干旱区植物抗旱机理研究进展[J]. 中国沙漠,2010,30(5):1053-1059.
LI L,JIA Z Q,ZHU Y J,et al. Research advances on drought resistance mechanism of plant species in arid area of China[J]. Journal of Desert Research,2010,30(5):1053-1059.

[5] 刘媖心. 中国沙漠植物志 第二卷[M]. 北京:科学出版社,1987.
LIU Y X. Flora of Chinese desert (Volume 2) [M]. Beijing: Science Press,1987.

[6] 沈亮,陈君,刘赛,等. 脱水胁迫和光合日变化对梭梭和白梭梭叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报,2015,26(8):2321-2328.
SHEN L,CHEN J,LIU S,et al. Influence of dehydration and diurnal variation on characteristics of chlorophyll fluorescence of leaves in *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2015,26(8):2321-2328.

[7] 段娜,汪季,郝玉光,等. 水分变化对荒漠植物白刺气体交换参数及形态特征的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2019,43(6):32-38.
DUAN N,WANG J,HAO Y G,et al. Effects of gas exchange and morphological characteristics of desert species *Nitraria tangutorum* under moisture variation[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2019,43(6):32-38.

[8] 邓文红,赵欣蕊,张俊琦,等. 沙蒿(*Artemisia ordosica*)水浸提液对4种伴生草本植物的化感作用[J]. 生态学报,2019,39(15):5670-5678.
DENG W H,ZHAO X R,ZHAG J Q,et al. Allelopathy of aqueous extract from *Artemisia ordosica* on four associated herbaceous plants[J]. Acta Ecologica Sinica,2019,39(15):5670-5678.

[9] 王方琳,柴成武,赵鹏,等. 3种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 西北植物学报2021,41(10):1755-1765.
WANG F L,CHAI C W,ZHAO P,et al. Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert specifications to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2021,41(10):1755-1765.

[10] 吴芹,张光灿,裴斌,等. 3个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应[J]. 生态学报,2013,33(12):3648-3656.
WU Q,ZHANG G C,PEI B,et al. Physiological and biochemical responses to different soil drought stress in three tree species[J]. Acta Ecologica Sinica,2013,33(12):3648-3656.

[11] 李合生. 植物生理学与生物化学实验原理与技术[M]. 北京:高等教育出版社,2006.
LI H S. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments[M]. Beijing:Higher Education Press,2006.

[12] 郭郁频,米福贵,闫利军,等. 不同早熟禾品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 草业学报,2014,23(4):220-228.
GUO Y P,MI F G,YAN L J,et al. Physiological response to drought stresses and drought resistances evaluation of different *Kentucky bluegrass* varieties[J]. Acta Prataculturae Sinica,2014,23(4):220-228.

[13] 冯燕,王彦荣,胡小文. 水分胁迫对幼苗期霸王叶片生理特性的影响[J]. 草业科学,2011,28(4):577-581.
FENG Y,WANG Y R,HU X W. Effect of soil water stress on leaf trial of *Zygophyllum xnthoxylum* during seedling stage [J]. Pratacultural Science,2011,28(4):577-581.

[14] 李浩,胡顺军,王泽峰,等. 古尔班通古特沙漠南缘梭梭茎干液流变化及其对环境因子的响应[J]. 干旱区地理,2017,40(4):795-804.
LI H,HU S J,WANG Z F,et al. Dynamics and responses of sap flow of *Haloxylon ammodendron* to environmental variables in the southern edge of the Gurbantünggüt desert[J]. Arid Land Geoglaphy,2017,40(4):795-804.

[15] 耿东梅,单立山,李毅. 土壤水分胁迫对红砂幼苗细根形态和功能特征的影响[J]. 水土保持通报,2014,34(6):36-41.
GENG D H,SHAN L S,LI Y. Effect of soil l water stress on

fine root morphology and functional characteristics of *Reaumuria soongorica*[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2014,34(6):36-41.

[16] 苏培玺，严巧娣. C_4荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征[J]. 生态学报，2006，26(1)：75-82.
SU P X, YAN Q D. Photosynthetic characteristics of C_4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(1):75-82.

[17] 韩蕊莲，李丽霞，梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究[J]. 西北植物学报，2003，23(1)：23-27.
HAN R L, LI L X, LIANG Z S. Seabuckthorn relative membrane conductivity and osmotic adjustment under drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(1): 23-27.

[18] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报，1999，34(4)：444-448.
ZHANG S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 34(4):444-448.

[19] ASADA K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50:601-639.

[20] 赵长明，魏小平，尉秋实，等. 民勤绿洲荒漠过渡带植物白刺和梭梭光合特性[J]. 生态学报，205，25(8)：1908-1913.
ZHAO C M, WEI X P, YU Q S, et al. Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxylon ammodendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, region, country[J]. Acta Ecologica Sinica, 205, 25(8):1908-1913.

[21] 马淼，李博，陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应[J]. 生态学报，2006，26(11)：3861-3869.
MA M, LI B, CHEN J K. Convergent adaptation of desert plants to their arid habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11):3861-3869.

[22] HSIAO T C. Plant responses to water stress[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24:519-570.

[23] 段娜，汪季，郝玉光，等. 水分变化对荒漠植物白刺气体交换参数及形态特征的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，2019，43(6)：32-38.
DUAN N, WANG J, HAO Y G, et al. Effects of gas exchange and morphological characteristics of desert species *Nitraria tangutorum* under moisture variation [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2019, 43(6): 32-38.

[24] 周媛，董艳芳，童俊，等. 干旱胁迫下杜鹃叶片生理与PSⅡ活性变化[J]. 湖北农业科学，2016，55(18)：4730-4734.
ZHOU Y, DONG Y F, TONG J, et al. The changes of physiological characteristic and PSⅡ activity in *Rhododendron cultivars* under drought stress [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016, 55(18):4730-4734.

[25] 王方琳，尉秋实，纪永福，等. 荒漠绿洲过渡带不同立地沙蒿光合特性研究[J]. 西北林学院学报，2021，36(3)：68-73.
WANG F L, YU Q S, JI Y F, et al. Photosynthetic characteristics of *Artemisia desertorum* at different sites in desert-oasis ecotone [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(3):68-73.

[26] 王朱莉，金喜丽阁，李文胜，等. 干旱胁迫对4个苹果砧木资源幼苗生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2025，53(11)：120-131.
WANG Z L, JIN X L G, LI W S, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics of four apple rootstock seedlings[J]. Journal of Northwest A&F University(Nat. Sci. Ed.), 2025, 53(11):120-131.

[27] 裴斌，张光灿，张淑勇，等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报，2013，33(5)：1386-1396.
PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(5):1386-1396.

[28] 李海燕，耿达立，牛春东，等. 苹果砧木富平楸子和'G935'根系抗旱性评估[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2018，46(5)：118-124.
LI H Y, GENG D L, NIU C D, et al. Drought resistance of root system of apple rootstocks *Malus prunifolia* and 'G935' [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2018, 46(5):118-124.

[29] SCHMIDT R, MITTLER R, BLUMWALD E. Antioxidant mechanisms in desert plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2021, 61:102098.

（责任编辑：裴阿卫）