西北植物学报,2024,44(5):0691-0705
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.
http://xbzwxb.alljournal.net/xbzwxb/home

引用格式:程平,汤东,王凯,等.天山北坡前山带12种植物对干旱胁迫和复水的生理响应及抗旱性评价[J].西北植物学报,2024,44(5):0691-0705.[CHENG P, TANG D, WANG K, et al. Physiological responses and drought resistance evaluation of 12 plants to drought stress and rehydration in the northern piedmont of Tianshan Mountains in Xinjiang[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024,44(5): 0691-0705.] **DOI**:10.7606/j.issn.1000-4025.20220635

天山北坡前山带12种植物对干旱胁迫和复水的生理响应及抗旱性评价

程　平[1],汤　东[2],王　凯[1],杨　璐[3],张志刚[3],李　宏[3]

(1 新疆农业大学 林学与风景园林学院,乌鲁木齐 830052;2 新疆大学 生态与环境学院,乌鲁木齐 830017;3 新疆林业科学院,乌鲁木齐 830000)

摘　要　**【目的】**前山带是天山北坡山地-绿洲-荒漠生态系统的重要组成部分,探讨植物对干旱胁迫的动态生理适应性和抗旱性评价方法,筛选植被恢复的适宜树种,对该区域植被生态恢复具有重要意义。**【方法】**以新疆天山北坡前山带种植的12种植物为研究对象,观测灌水后土壤水分时空变化,分析干旱和复水对植物光合和抗逆生理指标的影响,采用主成分分析评价12种植物的抗旱能力。**【结果】**(1)干旱胁迫后,土壤水分散失在0—20 cm层最快,20—40 cm层次之,40—60 cm层最慢,不同植物采用不同策略改变生长情况来适应干旱;(2)干旱胁迫后,叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO_2浓度(C_i)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)、PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)和叶绿素含量降低,而抗逆生理指标超氧化物歧化酶(SOD)活性、脯氨酸含量、丙二醛(MDA)含量及非光化学淬灭系数(q_N)升高,复水后各指标都有一定程度的恢复,但均未达到初始水平;(3)主成分分析结果显示,P_n、叶绿素含量、ETR和MDA含量等指标贡献率较大,梭梭、柽柳、刺蔷薇和柠条锦鸡儿抗旱性较强,'中亚沙棘'、'新棘5号'、'新棘1号'和山杏次之,而'新棘4号'、'新棘3号'、文冠果和'新棘2号'较弱。**【结论】**P_n、叶绿素含量、ETR和MDA含量可作为评价植物适应干旱的重要指标;新疆天山北坡前山带植被生态恢复应优先选择梭梭、柽柳、刺蔷薇及柠条锦鸡儿进行建植。

关键词　天山北坡前山带;干旱胁迫;植被恢复;抗旱性评价

中图分类号　Q945.78; S725.1　　**文献标志码**　A

Physiological responses and drought resistance evaluation of 12 plants to drought stress and rehydration in the northern piedmont of Tianshan Mountains in Xinjiang

CHENG Ping[1], TANG Dong[2], WANG Kai[1], YANG Lu[3], ZHANG Zhigang[3], LI Hong[3]

(1 College of Forestry and Horticulture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, China; 3 Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi 830000, China)

Abstract　[**Objective**] The front piedmont belt of the northern slope of the Tianshan Mountains in Xinjiang is a crucial component of the mountain-oasis-desert ecosystem of the Tianshan northern slope. Investigating the dynamic physiological adaptations of plants to drought stress and assessing methods for drought resistance, as well as selecting suitable tree species for vegetation restoration holds significant importance

收稿日期:2022-07-22;**修改稿收到日期**:2024-01-02
基金项目:天然林保护工程财政资金专项"新疆天山北坡前山带植被恢复技术研究与示范"项目(XJTB2020-03)
作者简介:程　平(1985—),男,副研究员,硕士生导师,主要从事森林培育研究工作。E-mail:84966324@qq.com

for the ecological restoration in this region. [**Methods**] 12 plant species planted in the piedmont belt of the northern slope of the Tianshan Mountains in Xinjiang were selected as the subjects. The study observed the spatiotemporal distribution of soil moisture following irrigation and analyzed the impact of drought stress and rewatering treatment on plant photosynthetic and physiological indicators. The drought resistance of these 12 species was evaluated using principal component analysis. [**Results**] (1) Following drought stress, soil moisture depletion occurred most rapidly in the 0—20 cm layer, followed by the 20—40 cm layer, and was slowest in the 40—60 cm layer. Different plants employed different strategies to adapt their growth to drought stress. (2) Following drought stress, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), potential activity of PSⅡ (F_v/F_o), maximum photochemical efficiency of PSⅡ (F_v/F_m), electron transport rate (ETR), and chlorophyll content were decreased, while the activity of superoxide dismutase (SOD), proline content, malondialdehyde (MDA) content, and non-photochemical quenching coefficient (q_N) were increased. After rehydration, there was a certain degree of recovery in each parameter, but none of them reached the initial levels. (3) The results of principal component analysis highlighted that factors like P_n, chlorophyll content, ETR, and MDA content were major contributors. Species such as *Haloxylon ammodendron*, *Tamarix chinensis*, *Rosa acicularis*, and *Caragana korshinskii* demonstrated significant drought resilience. *Hippophae rhamnoides*, *H. rhamnoides* 'Xinji 5', *H. rhamnoides* 'Xinji 1', and *Prunus sibirica* showed moderate levels of drought resistance, while *H. rhamnoides* 'Xinji 4', *H. rhamnoides* 'Xinji 3', *Xanthoceras sorbifolium*, and *H. rhamnoides* 'Xinji 2' exhibited relatively lower drought tolerance. [**Conclusion**] P_n, chlorophyll content, ETR, and MDA content were crucial indicators for evaluating the adaptability of various plant species to drought stress. In the context of ecological restoration efforts in the piedmont belt of the Tianshan Mountains' northern slope in Xinjiang, prioritizing the cultivation of *H. ammodendron*, *T. chinensis*, *R. acicularis*, and *C. korshinskii* were recommended.

Key words northern piedmont of Tianshan Mountains in Xinjiang; drought stress; vegetation restoration; drought resistance evaluation

天山山脊以北统称为天山北坡，而前山带是天山北坡山地-绿洲-荒漠生态系统的重要组成部分，地处干旱区和湿润区过渡带，平均海拔 1 000～1 600 m，降水量在 200～400 mm 之间[1]。近几十年来，在气候变化与人类活动影响下，生物资源和多样性丧失、水资源承载力下降、土地资源退化严重，已严重影响到天山北坡经济带的可持续发展，生态环境亟需保护与修复。天山北坡前山带立地条件差，土壤瘠薄，岩石裸露，导致水源涵养能力不足，加之气候干旱，易形成强烈的水土流失。此外，该地带森林资源相对较少，植被种类单一、覆盖度低，同时坡度较陡，加之放牧、采矿等人为活动的影响，导致该区域植被更新及生态系统自我修复能力差，植被恢复和生态治理难度较大[2]。随着新疆植被恢复向绿洲外围的戈壁、荒山、沙漠等具有困难立地条件的区域发展，天山北坡前山地带今后将成为新疆实施大面积植被恢复的重点区域。因此，在该地带进行人工干预措施，一方面能增加天保工程区森林植被覆盖率，改善区域生态环境，提高林区生态系统服务功能[3]；另一方面可减轻畜牧业对天然草场的压力，逐步恢复和提高天然草原的生态功能，充分发挥其保持水土、防风固沙，涵养水源的作用，对提高该区域山地草原森林生态系统的稳定性具有重要的科学意义[4-5]。

在干旱半干旱地区，水分和光照是植物生长的重要限制因子[6]，土壤水分状况不仅是衡量植被长势好坏的依据，同时又是表征干旱化程度的重要指标，其时空分布规律既影响植物根系分布和生长，又影响土壤干旱指标的确定[7]。干旱胁迫不仅直接或间接影响叶片气孔开闭、CO_2 的吸收和蒸腾的进行[8-9]，还会导致植物体内保护酶活性、渗透调节物质等抗旱生理指标的变化[10]，以及在逆境胁迫下叶绿素荧光特性的差异性表现等[11-12]。植物抗旱性是一系列性状指标的综合反映，选择合适的评价指标及适宜的评价方法是评价植物抗旱能力的先决条件[13]。目前，采用多个指标进行综合评价的手段在植物抗旱评价研究中已得到广泛应用，因此，为避免单一评价方法产生的片面性和不确定性，本研究利用主成分分析法结合植物的生长特性综合评价植物的抗旱能力。现有的植物抗旱性研究多以盆栽试验为主，通过监测不同干旱胁迫下叶片光合气体交换参数、抗逆生理生化指标、叶绿素荧光特性的变化，采用不同的数理统计方法综合评价植物的抗旱性强

弱，如聚类分析、隶属度分析、主成分分析[14-16]等，大多数研究只针对植物的单一指标如光合气体交换参数、抗逆生理生化指标及叶绿素荧光特性进行评价，而通过大田试验依据各类抗逆性指标综合评价抗旱性的研究鲜有报道，尤其是对天山北坡前山带特殊气候环境下植物抗旱性的研究鲜见报道。试验选择天山北坡前山带进行植被恢复的 12 种植物刺蔷薇、柠条锦鸡儿、文冠果、山杏、柽柳、梭梭、中国沙棘、‘新棘 1 号’、‘新棘 2 号’、‘新棘 3 号’、‘新棘 4 号’、‘新棘 5 号’为研究对象，分析其灌水之后立地土壤水分的时空分布变化规律，探讨其经过干旱胁迫和复水处理之后抗旱指标的变化特性，采用主成分分析综合评价其综合抗旱能力，以期为天山北坡前山带植被生态恢复工程中适宜植物种的筛选提供科学依据。

1　材料和方法

1.1　研究区概况

研究区位于新疆维吾尔自治区天东国有林管理局玛纳斯南山分局辖区的天山北坡前山带区域（图 1），试验地点位于石门子管护所象牙台子坡地（E86°14′，N43°52′），属典型的温带大陆性干旱气候，年均气温 8.7 ℃，1 月平均气温为 −24.7 ℃，7 月平均气温 17.7 ℃，最高气温 35 ℃左右，年降水量 324.62 mm，全年无霜期 165～172 d，最长达 190 d，平均海拔 1 320 m 左右。土壤类型为栗钙土，田间持水量（23.41±1.23）%，萎蔫系数（6.53±0.89）%，土壤容重（1.35±0.14）g/cm^3，有机质（26.80±2.30）g/kg，速效钾（253.75±21.65）mg/kg，有效磷（4.67±1.26）mg/kg，土壤 pH 值 7.85±0.12，电导率（0.29±0.02）mS/cm。植被覆盖度低，灌木植物主要有疏花蔷薇（*Rosa laxa*）、荒漠锦鸡儿（*Caragana roborovskyi*）、白皮锦鸡儿（*Caragana leucophloea*）、黑果枸子（*Cotoneaster melanocarpus*）、黑果小檗（*Berberis heteropoda*）、兔儿条（*Spiraea hypericifolia*）等。

1.2　试验材料

试验材料为 2020 年秋季（10 月下旬）造林的 12 种植物，分别是刺蔷薇、柠条锦鸡儿、文冠果、山杏、柽柳、梭梭、中国沙棘、‘新棘 1−5 号’，均为 2～3 年生裸根苗。其中，‘新棘 1−5 号’由新疆阿勒泰地区林业和草原局科研人员从阿尔泰山蒙古沙棘自然实生苗中自主选育出的优良沙棘新品种，具有固氮、耐寒、抗旱、耐瘠薄的特性，是水源涵养的先锋植物。定植行距均为 1.5 m×5 m，每树种定植 100 株，采用水平沟整地方式以便集雨保水，沟宽 80 cm，深 60 cm，定植后浇冬灌水，每株 20 L，3 d 后覆黑膜。

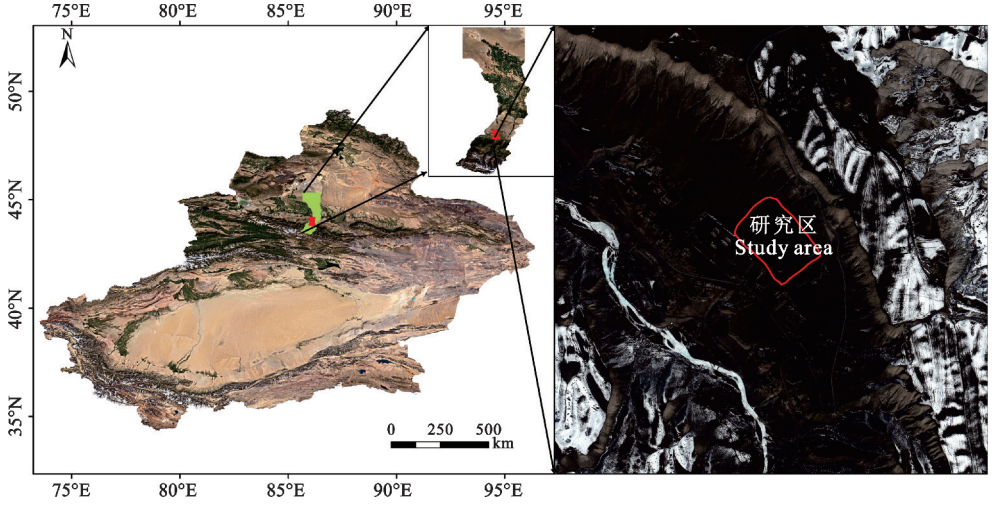


图 1　研究区位置示意图

Fig. 1　Location map of the study area

1.3　试验设计

试验于 2021 年旱季（7—8 月）进行，每种植物选择生长正常、无病虫害且具有代表性的 10 株进行采样和测定，于各胁迫时期选取幼苗枝顶端往下 5～8 片健康完整的叶片，每次取样部位保持一致。试验于 7 月 4 日开始，每株灌水 20 L，令其自然干旱，1 d 后测定植株立地土壤含水量、叶片光合气体交换参数及叶绿素荧光参数，并采集同期植物叶片迅速置于液氮罐冷冻保存以便测定生理生化指标，每 7 d 测定 1 次，每次重复测定 5 次，求得该指标平均值后作为当天的观测值。7 月 29 日至 7 月 30 日通过气象站得到累计降雨量为 56.4 mm，结合每个种植穴

上下底面的面积，推算出每个种植穴集水最小值为17.86 L。试验指标测定及样本采集于7月5日开始，之后持续干旱，8月1日经降雨水分得到补充，可以当作干旱后复水处理，8月15日试验结束。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 土壤水分含量

以土壤体积含水量作为土壤干旱程度的分级标准[17]。用EC-5土壤水分传感器对距离树干20 cm下的0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm土层进行连续观测，每梯度埋设3个探头，将3个探头所测土壤体积含水量的均值作为当天不同深度土壤含水量的观测值，7月5日开始，每隔7 d测量1次，重复3次。

1.4.2 叶片气体交换参数

使用Li-6400便携式光合测定系统(Li-Cor，美国)测定光合气体交换参数，选择天气晴朗的一天，于上午10:00—12:00对12种植物叶片的净光合速率[P_n，μmol/(m^2 · s)]、气孔导度[G_s，mol/(m^2 · s)]、胞间CO_2浓度(C_i，μmol/mol)及蒸腾速率[T_r，mmol/(m^2 · s)]进行测定，测定时光照强度设置为1 000 μmol/(m^2 · s)，温度设置为25～28 ℃，空气流量设置为500 μmol/s。

1.4.3 叶片叶绿素荧光参数

叶绿素荧光参数初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)、PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)、非光化学淬灭系数(q_N)采用北京力高泰科技有限公司生产的叶绿素荧光成像系统测定。

1.4.4 叶片生理生化指标

叶绿素含量采用乙醇提取比色法[18]测定；超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑法[19]测定；丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸TBA显色法[20]；脯氨酸(Pro)含量测定采用酸性茚三酮显色法[21]。

1.4.5 生长指标

干旱胁迫前后对12种植物株高、地径及冠幅进行测定。株高和冠幅用常规钢卷尺测量，地径用游标卡尺测量。

1.5 数据处理与分析

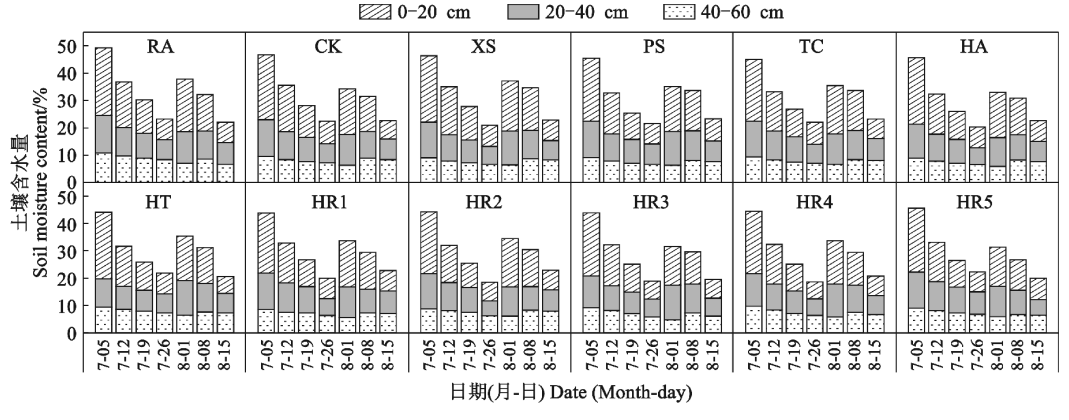
试验数据采用Excel 2016进行处理，Origin 2018作图，采用SPSS 24.0软件进行统计学检验，运用Pearson相关系数分析各指标之间的相关性。

植物在不同干旱胁迫下表现出的抗旱能力各不相同，对上述12个抗旱指标采用主成分分析评价，更好地评价12种植物的综合抗旱性。本研究先将原始数据标准化(Z-score法)处理，然后通过KOM和Bartlett球形检验法进行适用性检验，KOM值为0.663，Bartlett球体检验结果为225.333，Sig.值为0.002，说明植物各个抗旱指标之间存在一定的相关性，该数据适用主成分分析法。根据主成分分析得到的各主成分得分，再以方差贡献率为权重，对所提取的得分进行加权求和，得到各植物抗旱能力的综合得分，得分越高，抗旱能力越强[22]。

2 结果与分析

2.1 干旱和复水过程中12种植物立地土壤水分含量的时空变化特性

图2显示，灌水之后自然干旱期间(7月5日—7月26日)，12种植物立地不同深度土壤含水量均逐渐降低。



RA. 刺蔷薇；CK. 柠条锦鸡儿；XS. 文冠果；PS. 山杏；TC. 柽柳；HA. 梭梭；HT. '中亚沙棘'；HR1－HR5. '新棘1－5号'。下同。

图2 干旱胁迫过程中不同植物立地土壤含水量变化

RA, *Rosa acicularis*. CK, *Caragana korshinskii*. XS, *Xanthoceras sorbifolium*. PS, *Prunus sibirica*. TC, *Tamarix chinensis*. HA, *Haloxylon ammodendron*. HT, *Hippophae rhamnoides* subsp. *turkestanica*. HR1-HR5, *H. rhamnoides* 'Xinji 1'-*H. rhamnoides* 'Xinji 5'. The same as below.

Fig. 2 Changes in the temporal and spatial distribution of soil moisture of various plants during drought stress

其中,表层土壤(0—20 cm)含水量降幅较大,在干旱末期(7 月 26 日,下同)各种植物平均比试验初期(7 月 5 日,下同)降低 69.97%,并以‘中亚沙棘’下降率最高(74.59%),而‘新棘 1 号’下降率最低(66.36%);中层土壤(20—40 cm)含水量较表层土壤低,下降幅度也较低,干旱末期各种植物平均比试验初期降低 49.98%,并以‘新棘 2 号’下降率最高(57.81%),而山杏下降率最低(43.94%);底层土壤(40—60 cm)含水量最低,下降幅度也最小,干旱末期各种植物平均比试验初期下降 34.51%,其中沙棘属植物土壤含水量下降率均超过了 30%,且以‘新棘 3 号’下降率最高(48.91%),而文冠果下降率最低(28.57%)。复水初期(8 月 1 日,下同),各植物平均表层和中层土壤水分含量相较于干旱末期分别升高 9.26%、4.94%;由于土壤水分下渗速率较低,底层土壤含水量在 8 月 8 日出现上升(平均升高 1.84%),然后趋于下降趋势。以上结果说明不同植物对土壤水分需求不同,这主要取决于植物本身对环境土壤水分的适应性策略。

2.2　干旱胁迫对 12 种植物生长的影响

干旱胁迫后 12 种植物株高、茎粗、冠幅均比胁迫前不同程度增加,但物种间增加幅度明显不同(表 1)。其中,干旱处理后株高增幅以柠条锦鸡儿和山杏较大,分别达到 34.47%和 30.62%,而以文冠果和‘新棘 4 号’增幅较小,分别为 9.17%、8.51%;干旱处理后地径增幅较大的是‘新棘 1 号’和‘新棘 2 号’,分别达到 12.64%、14.17%,而增幅较小的是刺蔷薇和梭梭,分别为 3.99%、4.07%;干旱处理后冠幅增幅较大的是文冠果和‘新棘 5 号’,分别为 67.97%、47.09%,而刺蔷薇和柠条锦鸡儿增幅较小,分别增为 17.00%、20.91%。可见,刺蔷薇、柠条锦鸡儿和山杏在受到干旱胁迫时主要是通过增加株高,降低茎粗和冠幅来适应干旱,而新棘属植物茎粗和冠幅增幅均相对较高,株高增幅均相对较低,说明不同植物在受到干旱胁迫时的生长策略不同。

2.3　干旱胁迫及复水对 12 种植物生理指标的影响

2.3.1　叶绿素含量

12 种植物叶片叶绿素含量在干旱及复水处理过程中均比试验初期降低且大多达到显著水平(图 3)。其中,各物种叶绿素含量在干旱末期均显著降至较低水平,并以柽柳和梭梭下降率较高,分别较试验初期下降 60%和 69%;复水初期,各种植物叶绿素含量呈现不同程度的上升趋势,而以梭梭和‘新棘 5 号’增长率较高。随着复水后再次干旱,各种植物叶绿素含量均再次下降,并在复水末期(8 月 15 日,下同)以梭梭和‘中亚沙棘’下降比例较大。叶绿素含量的快速下降可能是由于受到胁迫时叶片水分的剧烈散失,叶绿素的合成减弱所致。

2.3.2　丙二醛(MDA)含量

12 种植物叶片 MDA 含量在受到干旱胁迫及复水过程中均呈不同程度增加的趋势且除复水初期外多达到显著水平(图 3)。

表 1　干旱胁迫前后参试植物的生长情况

Table 1　Growth situation of tested plants before and after drought stress treatments

物种 Species	株高 Plant height/cm		径粗 Base diameter/mm		冠幅 Crown diameter/cm	
	胁迫前 Before stress	胁迫后 After stress	胁迫前 Before stress	胁迫后 After stress	胁迫前 Before stress	胁迫后 After stress
RA	93.26±5.82	113.84±6.87	5.76±0.22	5.99±0.75	88.65±11.26	103.72±10.30
CK	47.23±4.12	63.51±4.04	4.70±0.39	5.18±1.05	29.36±3.52	35.50±3.48
XS	51.78±4.23	56.53±3.69	4.07±0.26	4.32±0.99	31.44±4.44	52.81±3.41
PS	98.13±7.96	128.18±11.25	6.98±0.49	7.39±0.67	73.50±9.21	89.42±9.65
TC	85.85±10.02	98.26±9.69	6.28±0.47	6.68±0.95	43.03±6.32	62.35±11.26
HA	50.24±5.04	56.35±2.98	3.69±0.41	3.84±0.84	39.13±2.47	51.29±6.35
HT	76.33±12.44	84.10±6.09	4.69±0.25	5.12±0.59	51.38±3.38	63.33±8.54
HR1	53.15±4.09	61.28±4.54	5.22±0.41	5.88±0.68	33.57±5.64	49.13±4.41
HR2	52.14±3.69	57.83±2.30	5.01±0.21	5.72±0.49	40.28±3.78	55.31±6.59
HR3	55.33±3.96	67.53±4.59	4.80±0.25	5.28±0.65	48.50±4.54	61.25±8.13
HR4	61.59±3.40	66.83±5.26	4.24±0.31	4.62±0.55	35.41±1.88	48.65±6.54
HR5	54.44±3.64	69.65±4.88	4.33±0.30	4.51±0.44	34.91±2.33	51.35±4.68

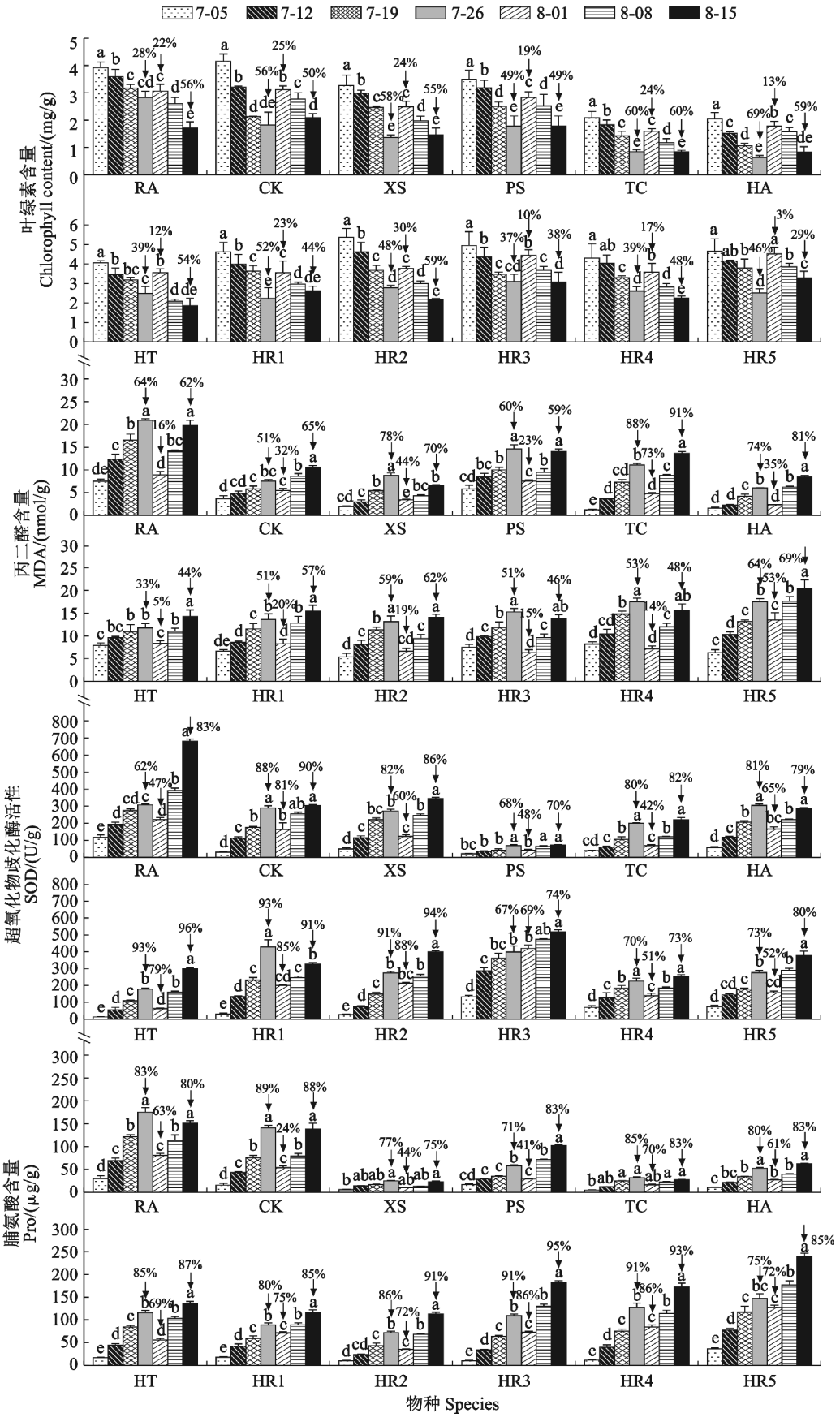


图 3 12 种植物生理生化指标对干旱胁迫的响应

Fig. 3 Responses of 12 plant physiological and biochemical indexes to drought stress

在干旱末期,各植物叶片 MDA 含量以柽柳和文冠果增长率最大,分别较试验初期增加 88%和 78%;复水后,植物得到了水分补给,叶片 MDA 含量又较干旱末期显著下降,但此时各种植物比试验初期仍均有增加,并以柽柳和'新棘 5 号'增长率较大,说明复水后各植物较初期仍受到不同程度干旱胁迫伤害,复水只是减轻了植物细胞的受伤害程度。复水末期,柽柳和梭梭相对于试验初期 MDA 含量增长率较大(91%和 81%),说明这 2 种植物在受到干旱胁迫时机体损害较为严重。

2.3.3　超氧化物歧化酶(SOD)活性

12 种植物叶片 SOD 活性在整个试验处理过程中均比试验初期不同程度提高,且大多达到显著水平(图 3)。其中,各种植物 SOD 活性在受到自然干旱胁迫时均不同程度升高,干旱末期以'中亚沙棘'和'新棘 1 号'比试验初期增长率较高(均达到 93%)。复水初期,SOD 活性除'新棘 2 号'和'新棘 3 号'外均比干旱末期显著下降,但均仍高于试验初期,其中刺蔷薇和柽柳变化幅度较小,它们在干旱胁迫时细胞受伤害程度的较小。复水末期,12 种植物 SOD 活性均高于试验各时期,这是由于复水只能短暂地降低细胞的受伤害程度,但植物体内活性氧的大量累积导致水分代谢平衡被打破,水势下降,致使植物形态功能发生变化,故植物细胞会增强 SOD 活性来清除氧自由基,使细胞各项功能正常运行。

2.3.4　脯氨酸(Pro)含量

12 种植物叶片 Pro 含量以文冠果和柽柳整体较低,而以刺蔷薇和沙棘属植物较高,它们在干旱胁迫和复水过程中 Pro 含量均比试验初期不同程度提高,且大多达到显著水平(图 3)。其中,在干旱胁迫末期,刺蔷薇、柠条锦鸡儿、柽柳、梭梭和沙棘属植物 Pro 含量比试验初期增长率均超过 80%;复水初期,各植物 Pro 含量均比干旱末期降低,但仍均高于试验初期;复水末期,沙棘属植物的 Pro 含量均显著高于任何时期。可见,刺蔷薇、柠条锦鸡儿和沙棘属植物在遭受干旱胁迫时体内均能使 Pro 含量维持在较高水平,它们的抗旱性要强于其他植物。

2.4　干旱胁迫及复水对 12 种植物光合气体交换参数的影响

2.4.1　净光合速率(P_n)

12 种植物 P_n 在干旱胁迫下均比试验初期显著降低,而复水之后,叶片水分得到补充,它们的 P_n 又比干旱末期明显上升,之后又开始下降。但处理期间始终低于试验初期,且期间各植物的变化幅度明显不同(图 4)。其中,从 12 种植物 P_n 受到干旱胁迫时的变化量来讲,刺蔷薇和山杏的变化量较低,说明其抗旱性较强;从 P_n 的变化率来看,刺蔷薇、文冠果和'中亚沙棘'变化幅度较大。综上考虑,可以初步判定刺蔷薇的抗旱性较强。

2.4.2　气孔导度(G_s)

各植物 G_s 在受到干旱胁迫和复水之后均比试验初期不同程度降低且大多达到显著水平(图 4)。其中,在干旱胁迫末期,柠条锦鸡儿和梭梭 G_s 的下降率较低;复水之后,柠条锦鸡儿、刺蔷薇和'中亚沙棘' G_s 增加幅度较大,而'新棘 1 号'、'新棘 2 号'和'新棘 4 号'表现为继续下降,可能是因为这 3 种植物细胞受伤害程度较为严重,气孔关闭防止细胞内水分过度亏缺,降低叶片水分散失,G_s 降低,光合作用受阻。与试验初期相比,刺蔷薇、山杏和'中亚沙棘'下降幅度较小,表明这几种植物在受到干旱胁迫时通过细微调节气孔导度就可以应对逆境,说明其光合细胞的活性较高,表现出的抗旱性也就较强。

2.4.3　胞间 CO_2 浓度(C_i)

图 4 显示,受到干旱胁迫后,12 种植物 C_i 均比试验初期呈现不同程度的下降趋势。在干旱胁迫末期,柠条锦鸡儿和文冠果下降比例较低,而'中亚沙棘'和山杏下降比例相对较高。在复水之后,文冠果和'新棘 2 号'的叶片 C_i 继续下降,其他 10 种植物均有不同程度的上升,其中山杏和'中亚沙棘'的增长比例较高。复水末期,柠条锦鸡儿、梭梭和柽柳叶片 C_i 比试验初期下降率较低,而山杏和'中亚沙棘'下降率较高。这表明柠条锦鸡儿、梭梭和柽柳受到干旱胁迫时,能通过细微调节气孔导度,降低 C_i 就可以适应干旱胁迫。

2.4.4　蒸腾速率(T_r)

从图 4 来看,随着自然干旱胁迫加剧,不同植物的叶片 T_r 均呈下降趋势;在干旱胁迫末期,与试验初期相比,山杏和梭梭叶片 T_r 下降率较高,而柠条锦鸡儿和文冠果下降率较低。在复水之后,12 种植物的 T_r 又比干旱末期细微上升或略有下降;在复水末期,相比试验初期,刺蔷薇、柠条锦鸡儿、文冠果、柽柳和'新棘 1 号'叶片 T_r 下降比例均低于 50%,表明其抗旱性强于其他植物。

2.5　干旱胁迫及复水对 12 种植物叶绿素荧光参数的影响

2.5.1　PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)

如图 5 所示,12 种植物的 F_v/F_o 随着干旱程度的加剧呈显著降低趋势。

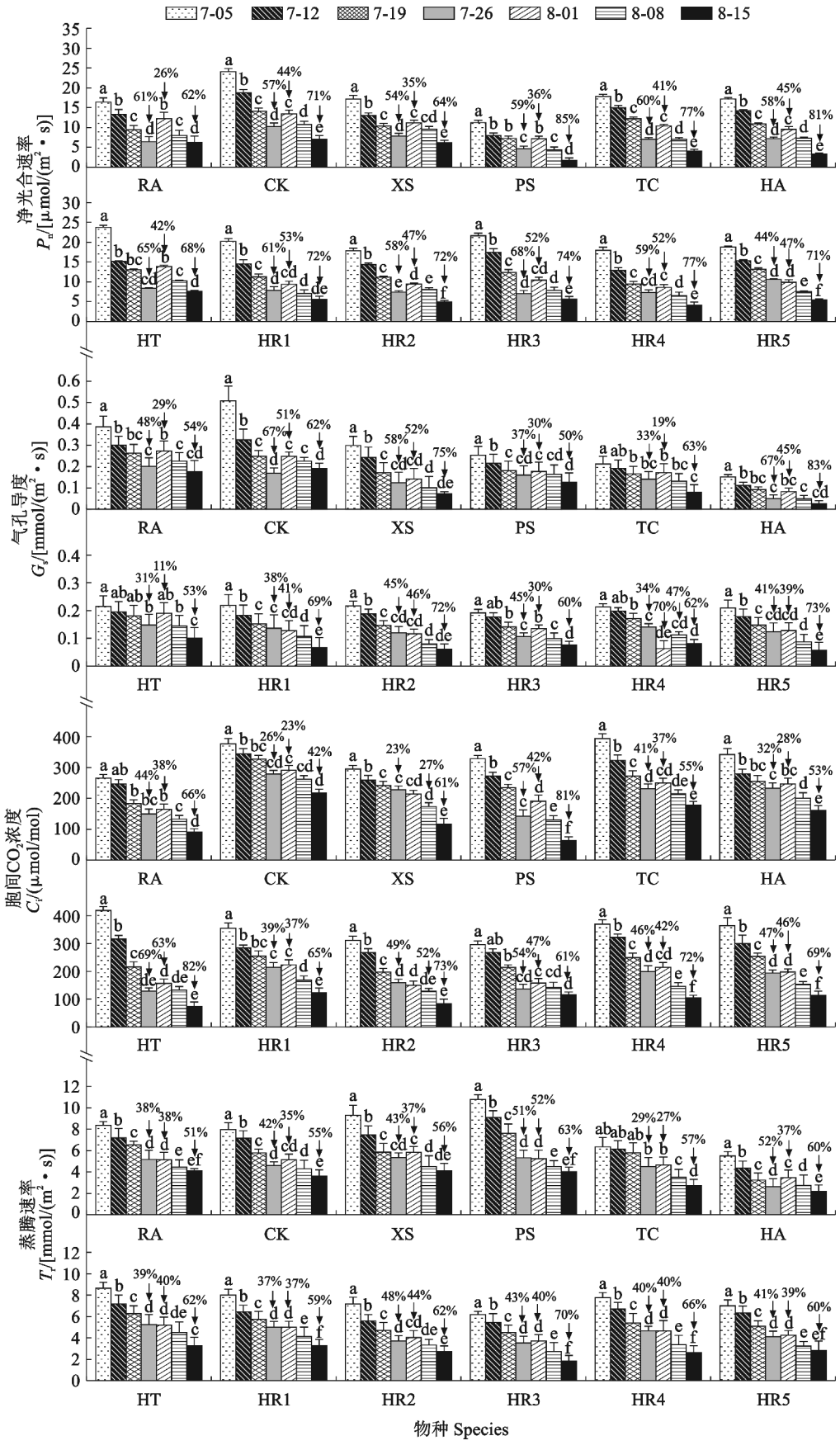


图 4 12 种植物光合作用参数对干旱胁迫的响应

Fig. 4 Responses of photosynthesis indexes to drought stress in 12 plants

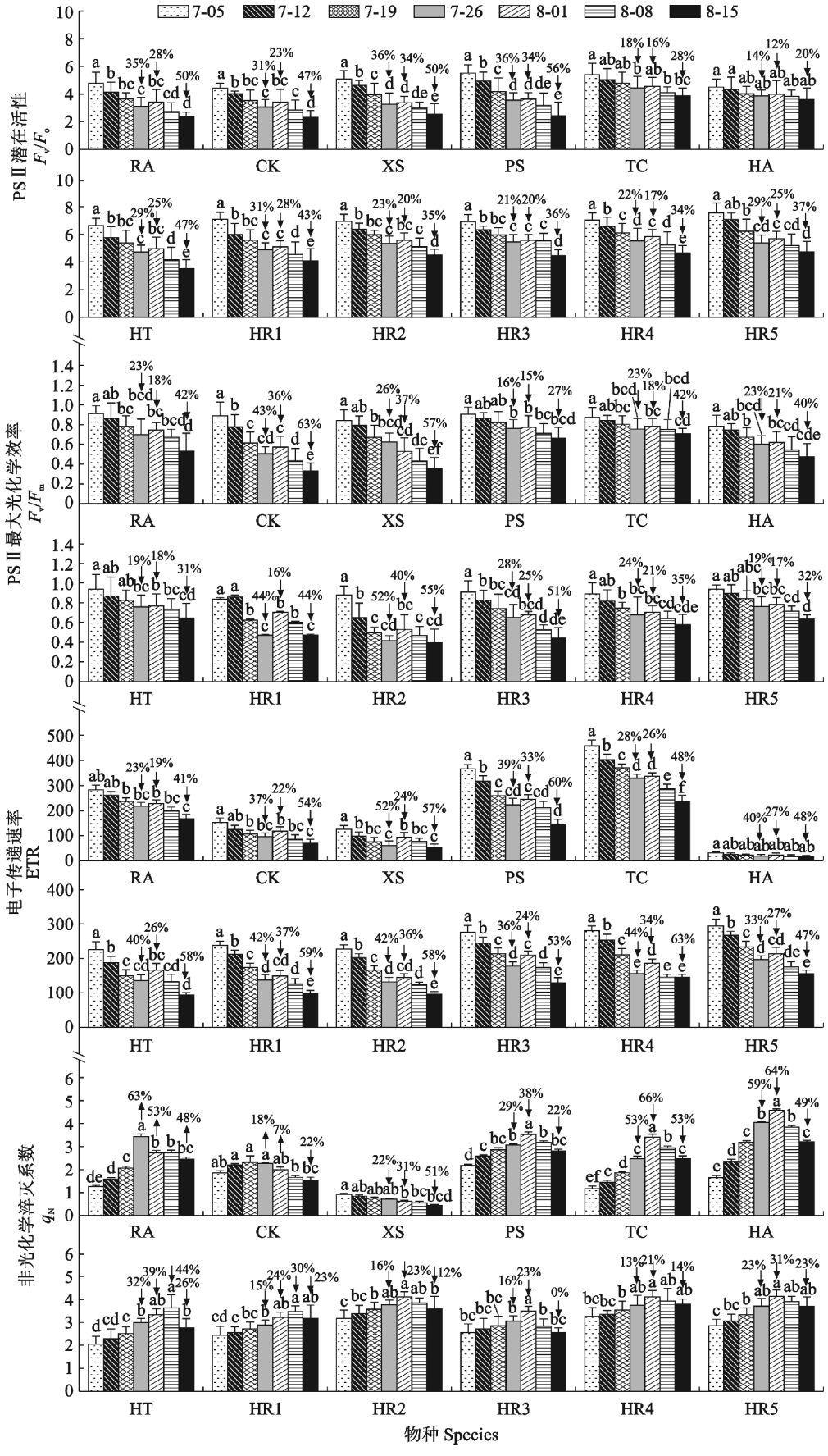


图 5　12 种植物叶绿素荧光参数对干旱胁迫的响应

Fig. 5　Responses of chlorophyll fluorescence parameters of 12 plants to drought stress

在自然干旱胁迫期间，各植物叶片的 F_v/F_o 与干旱程度呈负相关，但它们变化率不一致，在干旱末期以柽柳和梭梭比试验初期下降比例较小。在复水之后，各植物叶片的 F_v/F_o 都比干旱末期略微上升，之后不同植物又不同程度下降；在复水末期，柽柳和梭梭比试验初期下降比例较低，沙棘属次之，山杏和文冠果较高。说明单从 F_v/F_o 来看，柽柳和梭梭抗旱性较强，沙棘属植物次之，山杏和文冠果较弱。

2.5.2 PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)

图 5 显示，各植物叶片 F_v/F_m 在受到干旱胁迫时均表现出不同程度的降低，复水之后又略微上升。其中，在干旱胁迫末期，柠条锦鸡儿和‘新棘 1 号’F_v/F_m 下降率较高，而山杏、‘中亚沙棘’和‘新棘 5 号’下降比例都低于 20%；复水之后，文冠果的 F_v/F_m 持续下降，‘新棘 1 号’变化量最大，山杏的变化量最小；复水末期时，柠条锦鸡儿、文冠果、‘新棘 2 号’和‘新棘 3 号’F_v/F_m 比试验初期的下降率均超过了 50%，而‘中亚沙棘’和山杏下降比例较低。

2.5.3 电子传递速率(ETR)

各植物在受到干旱胁迫时 ETR 均呈不同程度降低，复水后略微升高，之后又逐渐下降(图 5)。其中，柠条锦鸡儿、文冠果、山杏和沙棘属植物 ETR 相对于干旱胁迫初期下降较为明显，而刺蔷薇和柽柳下降比例较低。复水之后，‘中亚沙棘’、‘新棘 3 号’和‘新棘 4 号’ETR 比干旱末期增长量较高，但较试验初期时仍均呈现降低的变化趋势。试验结束后，山杏和‘新棘 4 号’ETR 比试验初期下降比例最高，而刺蔷薇、柽柳、梭梭和‘新棘 5 号’下降比例均低于 50%。从变化量来看，柠条锦鸡儿、文冠果和梭梭从试验开始至结束，ETR 降幅最低，说明这 3 种植物抗旱性高于其他植物。

2.5.4 非光化学淬灭系数(q_N)

图 5 显示，12 种植物叶片非光化学淬灭系数(q_N)在受到干旱胁迫后逐渐增加，复水后又显著降低。在干旱胁迫末期，刺蔷薇和柽柳 q_N 相较于试验初期增长比例较高，而柠条锦鸡儿和新棘属植物增长比例均较低；复水之后，各植物的 q_N 又呈下降趋势。在复水末期，文冠果和柠条锦鸡儿 q_N 均低于试验初期，其他 10 种植物均高于试验初期，而柽柳、梭梭、刺蔷薇和‘中亚沙棘’在整个试验时期变化幅度较大。说明单从 q_N 变化来讲，柽柳、梭梭、刺蔷薇和‘中亚沙棘’的抗旱能力相对较强，而文冠果和新棘属植物抗旱性相对较弱。

2.6 12 种植物抗旱指标的相关性分析

为了更好地评价植物的抗旱性强弱，采用相关软件对植物的抗旱性指标做主成分分析(PCA)及相关性分析。如图 6 所示，植物叶片叶绿素含量(CHI)与 SOD 活性呈显著负相关($P<0.05$)，与光合指标 P_n、G_s、T_r、C_i、F_v/F_o、F_v/F_m 和 ETR 均呈极显著正相关($P<0.01$)，而与 q_N 呈极显著负相关($P<0.01$)；叶片 MDA 含量与 Pro 含量、SOD 活性均呈极显著正相关($P<0.01$)，而与光合气体交换参数(P_n、G_s、C_i 和 T_r)均呈极显著负相关($P<0.01$)；叶片 Pro 含量与 SOD 活性呈极显著正相关($P<0.01$)，而与光合气体交换参数、F_v/F_o 呈极显著负相关($P<0.01$)；叶片 SOD 活性与光合气体交换参数、F_v/F_o、F_v/F_m 和 ETR 之间均呈极显著负相关($P<0.01$)；叶片光合气体交换参数之间均呈极显著正相关，与叶绿素荧光参数(F_v/F_o、F_v/F_m 和 ETR)呈显著正相关($P<0.05$)，而与 q_N 呈显著负相关($P<0.05$)。

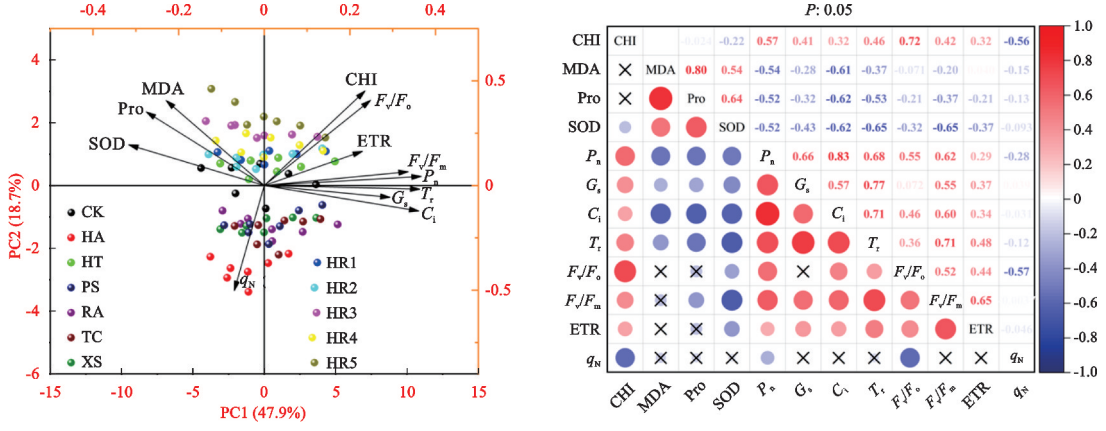


图 6 12 个抗旱指标的 PCA 和相关性热图

Fig. 6 PCA and Pearson correlation between drought resistance indicators

2.7　12 种植物抗旱性综合评价

通过 12 种植物光合气体交换参数、生理生化指标、叶绿素荧光参数等的主成分分析结果,得到各种植物测定指标成分的初始特征值、提取载荷方差百分比和旋转载荷累计贡献率(表 2),可知前 4 个主成分可以解释全部方差的 84.086%,说明提取前 4 个主成分可以代表 12 个抗旱指标信息的 84.086%,因此依据主成分得分矩阵和旋转载荷以及标准化的数据计算出前 4 个主成分 Y_1、Y_2、Y_3、Y_4,然后将 12 个主成分的特征值与所提取主成分总特征值之和的比值作为权重,计算 12 种植物的综合得分。从表 3 可以得到,P_n、CHI、ETR 及 MDA 特征值均大于 1,并且其载荷及权重均较高。因此,在该区域可作为评价各植物适应干旱胁迫的重要指标。

根据表 3 中 4 个主成分得分及最后的评价结果可知,12 种植物综合抗旱能力强弱顺序为:梭梭>柽柳>刺蔷薇>柠条锦鸡儿>'中亚沙棘'>'新棘 5 号'>'新棘 1 号'>山杏>'新棘 4 号'>'新棘 3 号'>文冠果>'新棘 2 号'。

表 2　主成分分析结果

Table 2　Results of principal component analysis

指标 Indicator	特征值 Initial eigenvalue		提取载荷累计占比 Cumulative percentage of extract load/%	权重 Weight
	总和 Sum	方差占比 Sum of square of variance/%		
P_n	3.819	31.828	31.828	0.964
CHI	2.439	20.323	52.151	0.929
ETR	2.056	17.130	69.281	0.911
C_i	1.777	14.805	84.086	0.878
MDA	0.954	7.954	92.040	0.867
F_v/F_m	0.491	4.095	96.135	0.862
SOD	0.287	2.395	98.530	0.859
Pro	0.094	0.780	99.310	0.834
q_N	0.048	0.403	99.713	0.820
G_s	0.027	0.226	99.939	0.790
F_v/F_o	0.007	0.058	99.997	0.780
T_r	0.002	0.003	100.000	0.585

表 3　主成分得分及综合评价结果

Table 3　Principal component scores and comprehensive evaluation results

物种 Species	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	综合得分 Comprehensive score	排序 Rank
RA	0.109 0	−0.841 3	0.511 1	2.168 2	0.39	3
CK	0.707 6	0.401 3	0.737 2	−0.619 5	0.36	4
XS	−0.549 5	−1.536 8	−0.083 2	0.614 9	−0.45	11
PS	−1.295 7	0.879 8	1.001 7	−0.527 3	−0.12	8
TC	1.460 1	0.931 3	0.015 0	−0.307 8	0.66	2
HA	0.969 7	0.060 7	1.466 6	0.659 4	0.79	1
HT	0.661 7	−0.349 0	0.254 7	−0.451 5	0.10	5
HR1	−0.327 9	0.877 6	−2.079 8	1.255 2	−0.08	7
HR2	−1.537 9	−1.290 5	0.021 9	−1.012 9	−1.04	12
HR3	0.321 6	−0.599 4	−0.418 9	−1.140 5	−0.36	10
HR4	0.809 8	−0.2996	−1.564 8	−0.777 2	−0.29	9
HR5	−1.328 5	1.765 8	0.138 6	0.138 9	0.04	6

3　讨　论

3.1　植物光合气体交换参数、生理生化指标及叶绿素荧光特性与抗旱性的关系

在干旱和半干旱地区,水分是植物生长受限的主要生态因子。干旱胁迫不仅影响植物叶片气孔开闭、二氧化碳的吸收和蒸腾作用的进行[23],还会影响植物体内叶绿素、保护酶和渗透调节物质含量的变化,以及逆境胁迫下叶绿素荧光特性的差异性表现[24]等。叶绿素含量的高低一定程度上反映植物光合能力及抗逆性的强弱[25-26],本研究中植物叶绿素含量受到干旱胁迫后表现为下降趋势,复水后又略微上升,并且在整个试验期间,柽柳、梭梭和'新棘 2 号'下降率最高,说明干旱胁迫会导致植物叶片光合器官功能受阻,叶绿素含量降低,光合作用能力下降。同时,本研究中植物受到干旱胁迫时 SOD 活性

升高，复水后又略微下降，之后随着干旱胁迫的加剧又呈升高的趋势，这与高文礼等[27]对疏叶骆驼刺在干旱和复水条件下的相关研究结果一致。丙二醛和脯氨酸作为植物体内渗透调节物质，在保持机体内渗透压平衡的同时可以降低逆境对植物细胞的伤害[28]。本研究中各植物受到干旱胁迫和复水处理之后，叶片丙二醛和脯氨酸含量呈先升高后降低再升高的变化趋势，但不同植物变化特性表现不一。有研究表明，植物细胞内脯氨酸积累量越高，其抗旱性越强[29]，本研究中刺蔷薇和柠条锦鸡儿在受到干旱胁迫时体内产生的脯氨酸等渗透调节物质含量较高，表明刺蔷薇和柠条锦鸡儿抗旱性强于其他植物。

光合作用是植物生长发育和产量形成的基础，而干旱胁迫是抑制光合作用的重要环境因素之一[30]。植物受到干旱胁迫时，光合作用受到抑制，净光合速率降低[30]。本研究通过对 12 种植物进行持续的干旱胁迫和复水之后，其叶片光合特征的变化表现不一，因此，通过光合特征的变化规律可探明植物的抗旱机理。本研究中各植物受到干旱胁迫和复水之后，光合气体交换参数均呈现先下降后上升再下降的趋势，植物各指标之间变化差异性显著，其中刺蔷薇在受到胁迫时净光合速率下降率最低，则可以初步判定刺蔷薇的抗旱性较强，这与韩永芬等[31]对菊苣的光合响应研究结果一致。在干旱胁迫条件下，植物净光合速率呈下降趋势，且下降程度越少，则植物抗旱性越强，反之越弱。气孔是植物叶片与外界环境进行气体交换的主要通道，植物通过气孔吸收 CO_2，释放 O_2，并且气孔在控制叶片水分损失和获得能量间的平衡中起重要作用[32]。本研究中刺蔷薇、山杏和‘中亚沙棘’受到干旱胁迫和复水之后气孔导度值下降率最低，表明这几种植物受到干旱胁迫时细微调节气孔导度就可以应对逆境，其抗旱能力也越强。植物的蒸腾速率不仅与自身生理特性有关，还受周围环境因子的影响。植物受到干旱胁迫时叶片气孔关闭，从而降低二氧化碳的吸收，导致净光合速率和蒸腾速率下降[33]。本研究中，刺蔷薇、柠条锦鸡儿叶片净光合速率的下降率均较低，表明这 3 种植物对干旱胁迫的抵御能力较强，其抗旱性较强。

叶绿素荧光参数与植物光合作用密切相关，它可准确检测逆境条件下植物光合作用的真实行为[34]。F_v/F_m、F_v/F_o 分别用于代表 PSⅡ反应中心原初光能转化效率和潜在光化学活性[35]。本研究中，干旱胁迫使得植物叶片 F_v/F_o、F_v/F_m 受到抑制，复水后，抑制得以解除，光合电子传递得以恢复，光合作用正常进行，这与张永强等[35]、Thomas 等[36]研究结果一致。干旱环境会导致电子传递速率下降，其降幅大小可表征植物抗旱性强弱[37]。本研究中植物受到干旱胁迫时电子传递速率降低，复水后又恢复至正常水平，刺蔷薇、柠条锦鸡儿和柽柳受到干旱胁迫时降幅最小，复水后增幅也较小，表明这 3 种植物抗旱能力较强。非光化学淬灭系数反映了植物热耗散能力的变化[38]，该值增幅越大，表明植物受到干旱胁迫时调整 q_N，通过热耗散保护植物自身光合结构的能力越强，抗旱性也就越强；反之，抗旱性越弱[39]。本研究表明，在干旱胁迫和复水之后，刺蔷薇、梭梭和柽柳 q_N 增幅最大，而文冠果增幅最小，从而说明刺蔷薇、梭梭和柽柳抗旱性强于其他植物。

3.2 植物抗旱性综合评价

植物的抗旱性是体内多种生理生化以及外观形态变化的综合表现。因此，用单一指标难以全面准确反映各植物抗旱性强弱，必须运用多个指标进行综合评价[37,40]。利用主成分分析法可以在不损失或很少损失原有信息的前提下，将原来多个且彼此相关的指标转换成新的、个数较少且彼此独立的综合指标，同时根据各自贡献率大小可明确各综合指标的相对重要性[41]。本研究是将原始数据运用 Z-score 法标准化，然后再通过 KOM 和 Bartlett 球形检验法做适用性评价，检验各个指标之间是否具有相关性，最后将各主成分得分以方差贡献率为权重，对所提取的得分进行加权，得到 12 种植物的抗旱能力的综合得分，它们综合抗旱能力强弱顺序为：梭梭＞柽柳＞刺蔷薇＞柠条锦鸡儿＞‘中亚沙棘’＞‘新棘 5 号’＞‘新棘 1 号’＞山杏＞‘新棘 4 号’＞‘新棘 3 号’＞文冠果＞‘新棘 2 号’。采用主成分分析方法对 12 种植物光合气体交换参数、生理生化指标、叶绿素荧光特性进行综合评价，避免了单一指标评价的片面性，由于植物种类的多样性和生理生化过程的复杂性，以及外界环境条件的多变性和综合性，使植物响应干旱胁迫的应对措施也多样化，同时，植物的抗旱性是一个极其复杂的数量性状，因此对于一个植物抗旱性进行鉴定评价，需将生长发育、外部形态指标、生理生化指标、产量指标和抗旱功能基因、干旱诱导蛋白等鉴定评价指标相结合，还需注意科学且先进的仪器设备和数量分析方法的引入，从而提高植物抗旱性鉴定评价体系的准确性和科学性。

4　结　论

在土壤自然干旱胁迫条件下，12 种植物的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、PSⅡ潜在活性、PSⅡ最大光化学效率、电子传递速率、叶绿素含量和胞间 CO_2 浓度降低，超氧化物歧化酶活性、脯氨酸含量、丙二醛含量和非光化学淬灭系数升高；复水后，各指标均有一定程度的恢复，且不同植物之间存在明显差异，说明不同植物对干旱胁迫的适应对策不同。主成分分析表明，净光合速率、叶绿素含量、电子传递效率和丙二醛含量等指标贡献率较大，可作为评价各植物适应干旱胁迫的重要指标。基于 12 种植物受到干旱胁迫时的生长特性及主成分分析法评价 12 种植物的抗旱性结果可知，梭梭、柽柳、刺蔷薇和柠条锦鸡儿抗旱性较强，‘中亚沙棘’、‘新棘 5 号’、‘新棘 1 号’和山杏抗旱性次之，而‘新棘 4 号’、‘新棘 3 号’、文冠果和‘新棘 2 号’抗旱性较弱。

参考文献：

[1] 陈曦，罗格平，夏军，等. 新疆天山北坡气候变化的生态响应研究[J]. 中国科学(D 辑：地球科学)，2004，34(12)：1166-1175.
CHEN X，LUO G P，XIA J，*et al*. Study on ecological response of climate change on the northern slope of Tianshan Mountains in Xinjiang[J]. *Science in China* (Ser. D)，2004，34(12)：1166-1175.

[2] 刘超，闫小月，姜逢清. 天山北坡前山带降水分布型对荒漠植被的影响：基于逐日降水数据和 NDVI 分析[J]. 生态学报，2020，40(21)：7790-7804.
LIU C，YAN X Y，JIANG F Q. Influence of precipitation distribution on desert vegetation of Northern Piedmont，Tianshan Mountains：Analysis based on daily NDVI and precipitation data[J]. *Acta Ecologica Sinica*，2020，40(21)：7790-7804.

[3] 潘旭东，王江丽，吴玲，等. 亚洲中部干旱区绿洲水热匹配与生物、农业技术适应性分析[J]. 干旱区研究，2019，36(1)：52-57.
PAN X D，WANG J L，WU L，*et al*. Adaptability of biology and agricultural technologies to the water-heat coordination in the arid oases in central Asia[J]. *Arid Zone Research*，2019，36(1)：52-57.

[4] 宋文杰，张清，刘莎莎，等. 基于 LUCC 的干旱区人为干扰与生态安全分析：以天山北坡经济带绿洲为例[J]. 干旱区研究，2018，35(1)：235-242.
SONG W J，ZHANG Q，LIU S S，*et al*. LUCC-based human disturbance and ecological security in arid area：A case study in the economic zone on northern slope of the Tianshan Mountains[J]. *Arid Zone Research*，2018，35(1)：235-242.

[5] 尼加提·伊米尔，满苏尔·沙比提，玉苏甫·买买提. 天山北坡植被 NDVI 时空变化及其与气候因子的关系[J]. 干旱区研究，2019，36(5)：1250-1260.
Nijiati Yimier，Mansur Shabiti，Yusufu Maimaiti. Spatiotemporal variation of vegetation NDVI and its relationship with climatic factors on the northern slope of the Tianshan Mountains [J]. *Arid Zone Research*，2019，36(5)：1250-1260.

[6] 曹恭祥，刘新前，季蒙，等. 干旱胁迫下 9 种沙区适生灌木的光响应特性研究[J]. 西北林学院学报，2021，36(4)：18-25.
CAO G X，LIU X Q，JI M，*et al*. Light response characteristics of photosynthesis of nine sandy shrubs under drought stress[J]. *Journal of Northwest Forestry University*，2021，36(4)：18-25.

[7] KHALILI M，NAGHAVI M R. Proteins involved in the molecular mechanisms of plant photosynthesis under drought stress[J]. *International Journal of Agriculture and Biosciences*，2017，6(1)：42-48.

[8] 陈高路，庞丹波，马进鹏，等. 贺兰山 10 种典型植物光合及水分利用效率特征研究[J]. 西北植物学报，2021，41(2)：290-299.
CHEN G L，PANG D B，MA J P，*et al*. Study on photosynthesis and water use efficiency of ten typical plants in Helan Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*，2021，41(2)：290-299.

[9] LI Y P，LI H B，LI Y Y，et *al*. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat[J]. *The Crop Journal*，2017，5(3)：231-239.

[10] 潘昕，邱权，李吉跃，等. 干旱胁迫对青藏高原 6 种植物生理指标的影响[J]. 生态学报，2014，34(13)：3558-3567.
PAN X，QIU Q，LI J Y，*et al*. Physiological indexes of six plant species from the Tibetan Plateau under drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*，2014，34(13)：3558-3567.

[11] 李清雪，兰岚，贾志清，等. 4 种锦鸡儿属植物幼苗叶绿素荧光参数对重复低温胁迫的响应[J]. 林业科学，2016，52(10)：31-37.
LI Q X，LAN L，JIA Z Q，*et al*. Response of chlorophyll fluorescence characteristics of seedlings of four *Caragana* species to repeated low temperature stresses[J]. *Scientia Silvae Sinicae*，2016，52(10)：31-37.

[12] ABUDUREHEMAN B，LIU H，ZHANG D，*et al*. The re-

sponses of the quantitative characteristics of a ramet population of the ephemeroid rhizomatous sedge *Carex physodes* to the moisture content of the soil in various locations on sand dunes[J]. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 120186.

[13] 王兴荣，李玥，张彦军，等. 青稞种质资源成株期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[J]. 作物学报，2022，48(5)：1279-1287.
WANG X R, LI Y, ZHANG Y J, *et al*. Drought resistance identification and drought resistance indexes screening of Tibetan hulless barley resources at adult stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(5): 1279-1287.

[14] 谭雪红，高艳鹏，郭小平，等. 5 种高速公路边坡绿化植物的生理特性及抗旱性综合评价[J]. 生态学报，2012，32(16)：5076-5086.
TAN X H, GAO Y P, GUO X P, *et al*. Physiological characteristics and comprehensive evaluation of drought resistance in five plants used for roadside ecological restoration[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(16): 5076-5086.

[15] 罗青红，宁虎森，何苗，等. 5 种沙地灌木对干旱胁迫的生理生态响应[J]. 林业科学，2017，53(11)：29-42.
LUO Q H, NING H S, HE M, *et al*. Ecophysiological responses of five sandy shrubs to drought stress[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(11): 29-42.

[16] DEANS C A, SWORD G A, LENHART P A, *et al*. Quantifying plant soluble protein and digestible carbohydrate content, using corn (*Zea mays*) as an exemplar[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2018(138): e58164.

[17] 牛雯，蒋志荣，杨育苗，等. 4 种锦鸡儿属植物光合指标变化与环境因子的关系[J]. 甘肃农业大学学报，2018，53(6)：187-194.
NIU W, JIANG Z R, YANG Y M, *et al*. Variations of photosynthetic indices of four *Caragana* bushes and their relationships with environmental factors[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2018, 53(6): 187-194.

[18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社，2000.

[19] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(2): 309-314.

[20] 郝建军，康宗利，于洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京：化学工业出版社，2007.

[21] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 2 版. 高等教育出版社，2003.

[22] 何建社，张利，刘千里，等. 岷江干旱河谷区典型灌木对干旱胁迫的生理生化响应[J]. 生态学报，2018，38(7)：2362-2371.
HE J S, ZHANG L, LIU Q L, *et al*. Physiological and biochemical response of typical shrubs to drought stress in the Minjiang River dry valley[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(7): 2362-2371.

[23] 陈正发，史东梅，金慧芳，等. 基于土壤管理评估框架的云南坡耕地耕层土壤质量评价[J]. 农业工程学报，2019，35(3)：256-267.
CHEN Z F, SHI D M, JIN H F, *et al*. Evaluation on cultivated-layer soil quality of sloping farmland in Yunnan based on soil management assessment framework (SMAF)[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2019, 35(3): 256-267.

[24] 罗丹丹，王传宽，金鹰. 植物应对干旱胁迫的气孔调节[J]. 应用生态学报，2019，30(12)：4333-4343.
LUO D D, WANG C K, JIN Y. Stomatal regulation of plants in response to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4333-4343.

[25] 张娅，施树倩，李亚萍，等. 不同盐胁迫下小麦叶片渗透性调节和叶绿素荧光特性[J]. 应用生态学报，2021，32(12)：4381-4390.
ZHANG Y, SHI S Q, LI Y P, *et al*. Osmotic regulation and chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of wheat seedlings under different salt stresses[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(12): 4381-4390.

[26] 李冬林，金雅琴，崔梦凡，等. 遮荫对香果树叶片生理特性及叶肉细胞超微结构的影响[J]. 植物研究，2020，40(1)：29-40.
LI D L, JIN Y Q, CUI M F, *et al*. Effects of shading on physiological characteristics and ultrastructure of mesophyll cell of *Emmenopterys henryi* leaves[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2020, 40(1): 29-40.

[27] 高文礼，陈晓楠，伊力努尔·艾力，等. 干旱及复水条件下接种 AMF 和根瘤菌对疏叶骆驼刺根系生长的影响[J]. 西北植物学报，2022，42(7)：1189-1197.
GAO W L, CHEN X N, Yilinuer Aili, *et al*. Effect of double inoculation of AMF and rhizobia on root growth of *Alhagi sparsifolia* under drought and rehydration conditions[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(7): 1189-1197.

[28] 徐松华. 逆境条件下植物体内活性氧代谢研究进展[J]. 安徽农学通报，2021，27(21)：29-32.
XU S H. Research advances of reactive oxygen species in plants under environmental stress[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021, 27(21): 29-32.

[29] 郑清岭，杨忠仁，张风兰，等. 沙芥属植物活性氧清除系统对干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报，2018，38(9)：1674-1682.
ZHENG Q L, YANG Z R, ZHANG F L, *et al*. Responses of reactive oxygen species scavenging system to drought stress in *Pugionium* Gaertn.[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(9): 1674-1682.

[30] SIVAKUMAR M V K, DAS H P, BRUNINI O. Impacts of present and future climate variability and change on agricul-

ture and forestry in the arid and semi-arid tropics[J]. *Climatic Change*, 2005, 70(1): 31-72.

[31] 韩永芬,罗天琼,李娟等. 干旱胁迫条件下菊苣的光合响应[J]. 草业科学,2013,30(7):1036-1043.
HAN Y F, LUO T Q, LI J, *et al*. Photosynthetic properties of three chicory lines and their responses to drought stress [J]. *Pratacultural Science*, 2013, 30(7): 1036-1043.

[32] 路之娟, 张永清, 张楚. 干旱胁迫对不同苦荞品种苗期生长和根系生理特征的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(1): 112-120.
LU Z J, ZHANG Y Q, ZHANG C. The seedling growth and root physiological traits of *Fagopyrum tataricum* cultivars under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(1): 112-120.

[33] 王颖, 孔德浩, 陈佰鸿, 等. 外源 ALA 对干旱胁迫下山定子叶片叶绿素荧光特性及抗性生理指标的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(5): 902-911.
WANG Y, KONG D H, CHEN B H, *et al*. Effects of exogenous ALA on chlorophyll fluorescence characteristics and resistance physiological indices in leaves of *Malus baccata* under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(5): 902-911.

[34] WANG J Y, TURNER N C, LIU Y X, *et al*. Effects of drought stress on morphological, physiological and biochemical characteristics of wheat species differing in ploidy level [J]. *Functional Plant Biology*, 2017, 44(2): 219.

[35] 张永强, 毛学森, 孙宏勇, 等. 干旱胁迫对冬小麦叶绿素荧光的影响[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 13-15.
ZHANG Y Q, MAO X S, SUN H Y, *et al*. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence of winter wheat [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(4): 13-15.

[36] THOMAS D S, TURNER D W. Banana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding[J]. *Scientia Horticulturae*, 2001, 90(1/2): 93-108.

[37] 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 species to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(10): 1755-1765.

[38] 付翔, 翟红昌, 刘诚刚, 等. 应用非光化学淬灭初始变化率作为浮游植物光保护能力指标的可行性[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3859-3865.
FU X, ZHAI H C, LIU C G, *et al*. A preliminary study on the reasonability of using the primary change rate of nonphotochemical quenching as an indicator of photoprotective capacity of phytoplankton[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(14): 3859-3865.

[39] 刘文瑜, 杨发荣, 黄杰, 等. 干旱胁迫对藜麦幼苗生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(4): 171-177.
LIU W Y, YANG F R, HUANG J, *et al*. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence properties and seedling growth of quinoa seedlings[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(4): 171-177.

[40] 许爱云, 曹兵, 谢云. 干旱风沙区煤炭基地 12 种草本植物对干旱胁迫的生理生态响应及抗旱性评价[J]. 草业学报, 2020, 29(10): 22-34.
XU A Y, CAO B, XIE Y. Physiological-ecological responses of twelve herbaceous plant species under drought stress and evaluation of their drought resistance when planted in coal producting basis in arid windy and sandy areas[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(10): 22-34.

[41] 吴晓凤, 倪沛, 杨涛, 等. 10 种菊科植物的抗旱性与抗盐性评价[J]. 生态学杂志, 2018, 37(7): 1959-1968.
WU X F, NI P, YANG T, *et al*. Evaluation of drought and salt resistance of 10 species from Asteraceae[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(7): 1959-1968.