

DOI:10.11686/cyxb2024181

http://cyxb.magtech.com.cn

王小风, 马步东, 黄海霞, 等. 干旱胁迫及复水对裸果木幼苗生理特性的影响. 草业学报, 2025, 34(4): 93—103.

WANG Xiao-feng, MA Bu-dong, HUANG Hai-xia, et al. Effects of drought stress and rehydration on the physiological characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(4): 93—103.

干旱胁迫及复水对裸果木幼苗生理特性的影响

王小风, 马步东, 黄海霞*, 罗永忠, 齐建伟, 邓卓

(甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要:裸果木是亚洲中部荒漠区的特有种,其耐旱耐瘠薄,有较强的抗风固沙能力,是我国重点保护野生植物。本研究以二年生裸果木幼苗为试验材料,设置对照(土壤水分保持在田间持水量的60%~70%)和干旱处理(水分梯度依次设计为田间持水量的40%~50%、30%~40%、20%~30%、10%~20%、5%~10%),开展干旱胁迫及复水试验,测定叶水势、渗透调节物质含量和抗氧化指标,探究干旱胁迫如何影响幼苗叶片的生理特性以及复水后植物的恢复能力,以期为裸果木干旱适应机制的研究及物种保护提供理论依据。结果显示:随干旱胁迫时间的延长,脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(SP)、可溶性糖(SS)、丙二醛(MDA)含量和过氧化物酶(POD)活性均显著上升;超氧化物歧化酶(SOD)活性先上升后下降;过氧化氢酶(CAT)活性、叶水势呈下降趋势。SP含量、SOD和CAT活性在复水第5天时基本恢复至对照水平,其他各指标在复水第10天时基本恢复至对照水平。干旱胁迫下,裸果木幼苗通过主动积累Pro、SP和SS降低渗透势,采取低水势耐受干旱的方式;通过增强SOD和POD酶活性和积累抗坏血酸(AsA)来清除过量的活性氧。复水后,裸果木幼苗具有较强的恢复能力。

关键词:裸果木;干旱胁迫;复水;渗透调节物质;抗氧化指标

Effects of drought stress and rehydration on the physiological characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings

WANG Xiao-feng, MA Bu-dong, HUANG Hai-xia*, LUO Yong-zhong, QI Jian-wei, DENG Zhuo

College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: *Gymnocarpus przewalskii* is an endemic species in the desert region of central Asia. It is tolerant to drought and barrenness, with a strong ability to reduce wind erosion and stabilize sand. Thus, it is a key wild plant for environmental protection in China. The aim of this work was to determine how drought stress affects the physiological characteristics of the leaves of *G. przewalskii* seedlings, and to evaluate their ability to recover after rewatering, with a view to exploring its drought adaptation mechanism. In these experiments, 2-year-old *G. przewalskii* seedlings were subjected to drought treatments (soil moisture at 40%—50%, 30%—40%, 20%—30%, 10%—20%, and 5%—10% of field capacity) or control conditions (soil moisture at 60%—70% of field capacity) and then rewatered. The leaf water potential, osmotic regulator content, and antioxidant indexes were determined to investigate its responses to drought and rewatering. The results showed that proline (Pro), soluble protein (SP), soluble sugar (SS), and malondialdehyde contents and peroxidase (POD) activity increased significantly as the duration of the drought treatments extended. Superoxide dismutase (SOD) activity first increased

收稿日期:2024-05-14;改回日期:2024-06-05

基金项目:国家自然科学基金(32160409)和横向合作项目“沙化土地封禁保护区社会经济效益监测”(03723019)资助。

作者简介:王小风(1996—),女,甘肃平凉人,在读硕士。E-mail: 2658125190@qq.com

*通信作者 Corresponding author. E-mail: 1057821914@qq.com

and then decreased, and catalase (CAT) activity and leaf water potential showed a decreasing trend during the drought treatments. The SP content and SOD and CAT activities recovered to levels similar to those in the control at the 5th day after rewatering, and other indexes recovered to levels similar to those in the control at the 10th day after rewatering. Under drought stress, *G. przewalskii* seedlings reduced their osmotic potential by actively accumulating Pro, SP, and SS, and adopted a drought-tolerant state by maintaining a low water potential. In drought-affected seedlings, reactive oxygen species were effectively scavenged because of increased activities of SOD and POD and the accumulation of ascorbic acid. After rewatering, the *G. przewalskii* seedlings showed a strong ability to recover. These findings provide new information about the drought adaptation mechanism of *G. przewalskii*, a plant with potential uses in environmental conservation projects.

Key words: *Gymnocarpus przewalskii*; drought stress; rehydration; osmoregulatory substances; antioxidant indexes

随着全球气温升高,干旱区域的极端气候事件日益增多,使得干旱问题变得更加严峻^[1]。在荒漠生态系统中,干旱是制约植物生长和发育的主要障碍。它不仅导致植物细胞内部水分的短缺,还可能破坏细胞内的平衡状态,降低植物的抗氧化能力,抑制其光合作用,最终造成植物生物量的减少和形态结构的改变^[2]。为了应对环境因素的剧烈变化,植物在与自然环境长期适应过程中,逐渐形成了一系列复杂的生理生化代谢机制,以有效应对干旱环境的挑战。研究发现,当植物遭遇干旱胁迫时,植物体内会主动积累特定的渗透调节物质,以稳定细胞的渗透压,确保水分生理代谢活动的正常进行^[3-4]。同时,植物还会启动其内部的抗氧化酶系统来中和过量的活性氧,保护细胞膜免遭损害^[5-6]。因此,渗透调节物质的水平和抗氧化酶活性的动态变化,成为评估植物抗旱能力强弱的关键指标^[7]。在同样的干旱条件下,抗旱能力较强植物品种的这些指标下降幅度明显低于抗旱性弱的品种^[8-9]。在我国干旱和半干旱荒漠地带,经常出现土壤持续干旱和降水的交替现象^[10],这种自然现象与科学试验中的干旱-复水处理过程相似。有学者^[11-12]发现,经历干旱后再进行复水处理,植物会产生补偿效应,因干旱强度和时间的不同,不同生理指标的补偿效应存在差异,重度干旱胁迫下无补偿效应。因此,研究干旱及复水对植物生理指标的影响,不仅能阐明植物的耐旱机理,还对揭示荒漠区植物逆境抵御机制和生物多样性保护具有重要意义^[13-15]。

裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)为石竹科,裸果木属的亚灌木植物,源远流长至古地中海时期,是亚洲中部荒漠区域中较为罕见的孑遗植物。它具有耐干旱、耐瘠薄土壤以及抗风蚀沙埋的特性,是中国西北荒漠地区石质荒漠植被的重要建群种之一^[16]。裸果木不仅对干旱、盐碱等非生物胁迫有较强的适应性,而且在防风固沙、维持荒漠生态平衡等方面具有十分重要的价值。目前关于裸果木抗旱性的研究主要集中于自然干旱条件下的不同年龄植株的渗透调节和抗氧化响应^[17]、幼苗的生物量及其抗氧化酶活性如何响应土壤干旱^[18]以及根系对干旱胁迫的形态和生理变化^[19],但研究主要是在土壤水分含量的静态控制条件下开展的,未涉及干旱胁迫过程中的动态响应及胁迫后复水的影响。因此,本试验在土壤持续干旱及复水条件下,通过研究裸果木幼苗叶水势、渗透调节物质含量和抗氧化酶活性的变化规律,从而揭示其对水分波动的生理适应机制。这将不仅促进研究者对裸果木逆境适应机制的深入理解,同时也可为其保护措施制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所用材料是通过播种在盆栽中培育后移栽得到两年生裸果木的幼苗。所用的种子采集自甘肃极旱荒漠国家级自然保护区的同一裸果木种群(40°29'53" N, 95°44'12" E)。该地区为典型的大陆性干旱气候,年均降水量仅有45.3 mm,年蒸发量则达到2754.9 mm,年平均温度为6~11℃,海拔1162 m,土壤类型主要为棕漠土。

1.2 试验地概况

试验地点设在甘肃农业大学校园内的实习基地(36°5'26" N, 103°41'54" E),试验地面积为10 m×2 m,土壤

类型为壤土,田间持水量为14.0%,容重为 $1.27\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 。裸果木幼苗株行距为 $40\text{ cm}\times 40\text{ cm}$,将试验地分为6个小区,干旱处理区和对照区随机设置,每个小区内5株裸果木,试验期间在试验地搭建防雨棚。

1.3 试验设计

于2023年6月中旬开始试验,试验前进行充分灌水,而后对照的土壤水分维持在田间持水量的60%~70%,而干旱处理则通过停止灌水,使土壤水分依次降至田间持水量的40%~50%、30%~40%、20%~30%、10%~20%、5%~10%。每天使用WET土壤水分温度速测仪(WET-2-K3,中国)测量0~20 cm深度的土壤体积含水率,并据此计算出土壤的平均质量含水率。当土壤水分降至所设定含水量的下限时,计算灌水量^[20],补水到上限。当干旱处理的土壤水分保持相对稳定后,进行复水处理,使土壤含水量达到田间持水量的60%~70%,在达到设计的各水分梯度及复水第5和10天时采集叶片测定生理指标。

1.4 指标测定

利用1505D-EXP型便携式植物水势气穴压力室(美国)于早晨5:00—6:00和正午12:00—14:00在不同处理内各选择6株测定清晨叶水势和午间叶水势。分别采用酸性茚三酮比色法^[21]、考马斯亮蓝G-250染色法^[22]、蒽酮比色法^[23]、硫代巴比妥酸法^[24]、二硫代硝基苯甲酸法^[25]测定脯氨酸(proline, Pro)、可溶性蛋白(soluble protein, SP)、可溶性糖(soluble sugar, SS)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)含量;参考Pei等^[26]和杨淑慎等^[27]的方法测定抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)含量和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性,重复4次。

1.5 数据统计与分析

采用SPSS 21.0软件进行正态分布检验和单因素方差分析,用Duncan's检验分析不同处理之间的差异显著性,其中显著性定义为 $P<0.05$ 。使用Origin 2021软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同干旱处理天数下的土壤含水量

随着干旱时间的延长,土壤含水量持续减少(表1),干旱第5天时的土壤实际含水量与干旱第9天无显著性差异,与其他各处理之间具有显著性差异。在干旱第22天时,土壤含水量降为对照(9.0%)的8.89%。

表1 试验期间不同干旱处理天数下的土壤含水量

Table 1 Soil water content under different treatment days during the test period (%)

项目 Item	干旱处理天数 Drought treatment days				
	5 d	9 d	13 d	18 d	22 d
相对含水量 Relative water content	40~50	30~40	20~30	10~20	5~10
实际含水量 Actual water content	4.9±0.2a	4.1±0.3a	2.6±0.1b	1.5±0.2b	0.8±0.1c

注:表中实际含水量数据格式为平均值±标准差,不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: The format of actual water content data in the Table is mean±standard deviation. Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$).

2.2 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗叶水势的影响

叶水势通常受到天气和土壤状况的影响,清晨叶水势则受大气条件的影响较小,其变化主要取决于土壤的水分含量,即清晨叶水势可以反映出土壤的水分状况。清晨叶水势随干旱时间的延长呈下降趋势(图1A),在干旱第22天时达到最小值,是干旱第5天的1.83倍。干旱第13~22天时,清晨叶水势极显著低于CK,分别下降1.07、1.41和1.28倍。复水后第5天时,清晨叶水势显著上升,较干旱第22天时上升了39.70%,但仍显著低于其CK,复水第10天时,清晨叶水势基本恢复到对照水平。午间叶水势随干旱程度的加深也呈下降趋势(图1B),其变化规律与清晨叶水势相一致。在干旱的第13~22天时,午间叶水势含量极显著低于CK,分别下降1.05、1.03和1.52倍。复水第5天时,午间叶水势较干旱第22天时显著上升,至复水第10天时基本恢复至对照水平。

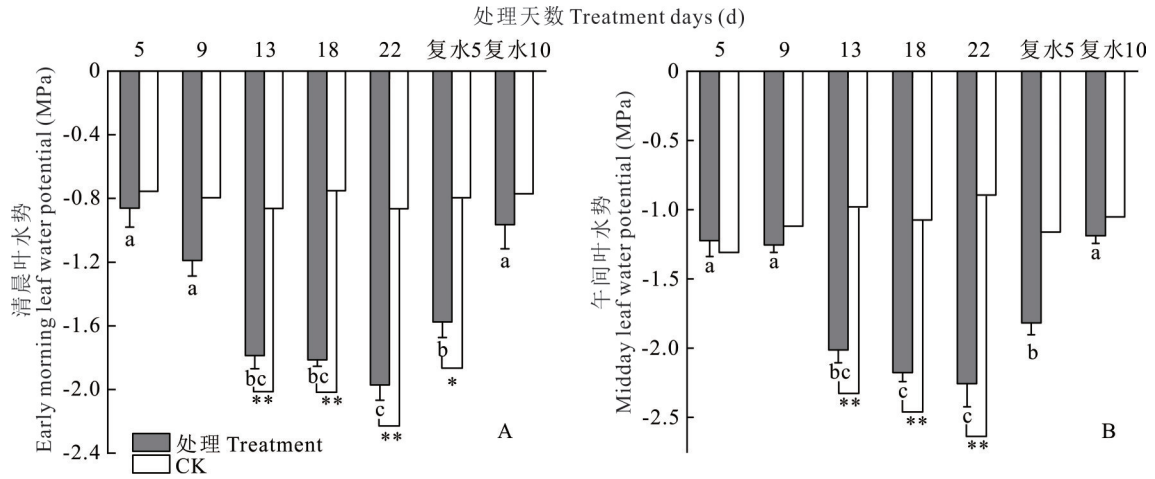


图1 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗叶水势的影响

Fig. 1 Effects of persistent soil drought and rehydration on leaf water potential of *G. przewalskii* seedlings

横坐标中5~22表示干旱处理下的天数;复水5、10表示在干旱处理22 d后复水至对照水平的天数;不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$);*表示处理与其对照之间差异显著($P<0.05$);**表示差异极显著($P<0.01$)。下同。5—22 in the abscissa represents the number of days under drought treatment; rehydration 5 and 10 indicate the days of rehydration to the control level after 22 days of drought treatment. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). * indicates significant difference between treatment and its control ($P<0.05$); ** indicates extremely significant level ($P<0.01$). The same below.

2.3 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗渗透调节物质含量的影响

在整个干旱胁迫的过程中,裸果木幼苗叶片的脯氨酸含量呈上升趋势,且随胁迫程度加深而增加(图2A),胁迫第5~13天时增加显著,至第22天时达到最大值,分别较前3个时间点高出109.21%、63.87%、11.37%。干旱处理的脯氨酸含量均极显著高于其CK,随处理天数延长,分别较CK高出0.21、0.53、1.30、1.41和1.12倍;复水后下降,复水第10天时略低于CK。

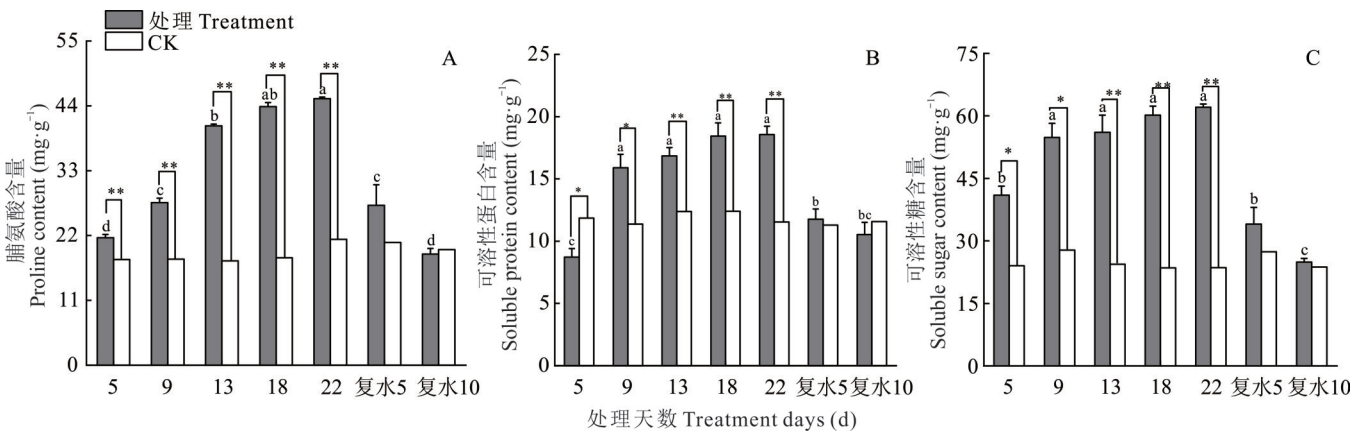


图2 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗渗透调节物质含量的影响

Fig. 2 Effects of persistent soil drought and rehydration on the content of osmoregulatory substances in *G. przewalskii* seedlings

可溶性蛋白含量随干旱时间的增加呈逐渐上升趋势(图2B),第22天时达到最大值。干旱处理9 d以后增加不显著,但均与第5天差异显著;干旱第5天时,较CK显著低26.47%,第9天时,显著高出CK 39.83%;干旱第13~22天时,极显著高于CK,分别高出35.99%、48.65%和60.89%;复水后,有所下降,复水第10天时略低于CK。

干旱胁迫时,可溶性糖含量随干旱程度的加深呈上升趋势(图2C),其变化规律与可溶性蛋白含量相一致。与对照相比,可溶性糖含量维持在较高水平,在干旱第5~9天时,显著高于CK,分别高出70.32%和96.99%;在干旱第13~22天时,极显著高于CK,分别高出1.30、1.56和1.64倍;复水后,有所下降,复水第10天时仍略高于CK。

2.4 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗抗氧化特性的影响

2.4.1 对丙二醛含量的影响

随着干旱胁迫时间延长,裸果木幼苗丙二醛含量呈显著上升趋势(图3A),干旱第22天时达到最大值,是第5天的2.58倍;在干旱第9~22天时,均极显著高于CK,分别较CK高出0.95、1.01、1.37和1.46倍;复水后第5天时,显著下降,较干旱第22天时降低了39.70%,极显著高于CK;复水第10天时下降,略高于CK。

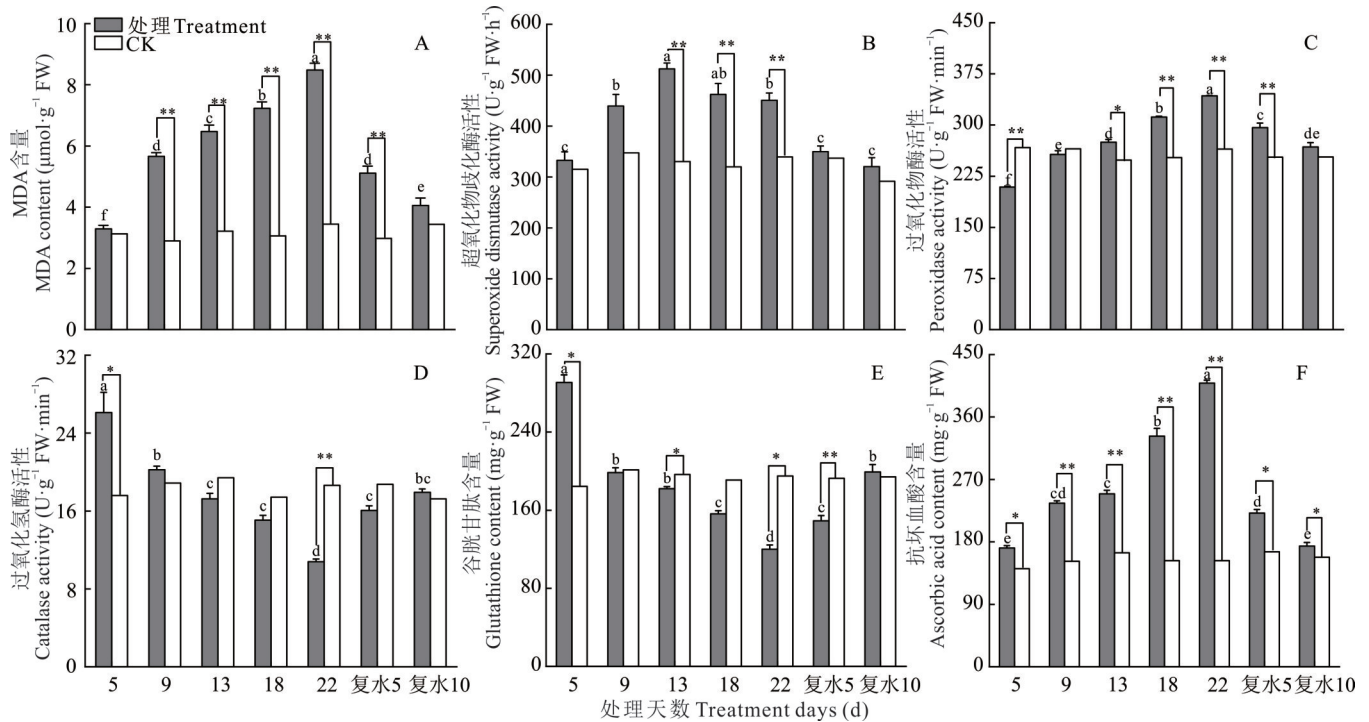


图3 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗抗氧化特性的影响

Fig. 3 Effects of persistent soil drought and rehydration on antioxidant properties of *G. przewalskii* seedlings

2.4.2 对抗氧化酶活性的影响

裸果木幼苗的SOD活性随干旱程度加剧呈先增加后下降的趋势(图3B)。干旱第5~13天显著上升,至第13天时达到最大值;干旱第22天较第13天显著下降11.99%,但仍显著高于第5天;干旱第13~22天时,均极显著高于其CK,增幅分别为55.10%、44.45%和32.74%;复水后,较第9~22天显著下降,均略高于其CK。

干旱胁迫下POD活性呈显著上升趋势(图3C),干旱第22天时达到最大值,为第5天的1.64倍。干旱第5天时,与CK相比,极显著下降,降幅为21.67%;干旱第13~22天时均高于CK,其中第18和22天时与其CK存在极显著差异,增幅分别为23.53%和29.52%;复水第5天时显著下降,较干旱第22天时下降了13.62%,但仍极显著高于CK;复水第10天时,基本恢复到对照水平。

CAT活性在干旱胁迫下呈降低趋势(图3D),在干旱第22天时达到最小值,较干旱第5天下降58.68%。在干旱第5天时,显著高于其CK,增幅为48.49%;之后各干旱处理与其CK间差异不显著,到第22天时较CK极显著下降42.07%;复水后,较第22天时显著增强,第5天时活性略低于CK,第10天时略高于CK。

2.4.3 对抗氧化剂含量的影响

随着干旱胁迫的加剧,裸果木幼苗叶片的谷胱甘肽含量呈下降趋势(图3E),

在第22天达到最小值,较第5~18天分别显著下降58.72%、39.56%、34.08%、23.15%。与CK相比,在干旱第5天时显著增加57.62%,干旱第22天时显著下降38.44%;复水第5天时显著上升,较干旱第22天时上升了24.31%,但仍极显著低于CK;复水第10天时,基本恢复到对照水平。

抗坏血酸含量随干旱的加剧呈持续上升的趋势(图3F),在干旱第22天时达到最大值,比干旱第5~18天分别显著高出138.60%、73.27%、64.07%、23.02%。在干旱第5天时显著高于CK 21.10%,而第9~22天则分别极显著高出CK 0.55、0.52、1.17、1.67倍;复水第5天时较干旱第22天显著下降45.79%,但仍显著高于CK;复水第10天时,基本恢复到对照水平。

3 讨论

3.1 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗叶水势的影响

水势是衡量植物水分状况的直接指标,它与土壤-植物-大气循环系统(soil-plant-atmosphere continuum, SPAC)中的水分运动规律紧密相连。在植物的SPAC系统中,水分的体内运输受到水自由能的支配,通过水势的高低来体现,而水势的高低又直接反映了植物生理活动的强弱^[28-29]。植物组织的水势与其吸水能力呈负相关,基于这一原理,水势不仅能够反映植物的干旱程度和抗旱能力,还能作为灌溉管理的生理学参考^[30-31]。研究发现,随着土壤含水量的降低,裸果木的叶水势呈下降趋势,这与苹果(*Malus domestica*)^[32]、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)^[33]等大多数植物的抗旱性机制相似。裸果木幼苗在复水后,两种叶水势均随着复水时间的增加而呈逐渐上升的趋势。研究表明,植被对于干旱缺水具有一定的适应性,在某些水资源缺乏的地区,在适当条件下复水后,植物往往会展现出对土壤水分利用和生长的补偿作用^[34]。李继文等^[33]、王丁等^[35]研究表明,在干旱胁迫解除后,叶片水势出现了超补偿效应。本研究中,到复水第10天时,裸果木幼苗的两种水势仍低于对照水平,没有明显补偿作用,说明长期的干旱胁迫会对裸果木叶片水分状况的恢复造成一定的影响。

3.2 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗叶片渗透调节物质的影响

渗透调节是植物面对干旱压力时采取的一种生理应对策略。在这种情况下,植物细胞能主动调节自身的生理代谢活动,通过合成和积累特定的渗透调节物质,来提高细胞内的溶质浓度。这一生理过程有助于降低细胞的渗透压,增强细胞的保水功能,并维持细胞的膨压力,确保植物的生长和生理活动得以正常进行。渗透调节物质主要包括脯氨酸、可溶性蛋白质以及可溶性糖类等,它们对于植物适应干旱环境具有至关重要的作用^[36-37]。脯氨酸是一种高效的有机渗透调节剂,它通过其疏水基团与生物大分子的疏水侧链形成氢键,增强了生物大分子对水的亲和力。即便在可利用水分减少的条件下,也能保持生物大分子的水合状态^[38]。可溶性糖作为一种有效的渗透调节物质,在干旱条件下其含量逐渐增加,有助于维持细胞的膨压,从而增强植物的抗旱性能^[39]。而可溶性蛋白由于其亲水胶体特性,能够增强细胞的保水能力^[40],其含量的增加有助于维持细胞的低渗透势,从而缓解干旱对植物造成的伤害。研究表明,具有耐旱特性的植物品种能够更有效地维持较高的脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白水平,这有助于它们在干旱条件下保持水分,减少干旱对植物造成的损害。这一现象在玉米(*Zea mays*)^[41]和草石蚕(*Stachys sieboldii*)^[42]等植物中得到了验证。

对于裸果木的幼苗叶片,随着干旱期的延长,脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白的含量逐渐增加,并在干旱第22天时达到峰值。这表明裸果木幼苗通过积累这些物质来提高细胞内的溶质浓度,有效调节了细胞的渗透势,并增强了生物大分子对水的吸引力,从而增强了其抗旱能力^[43],它们在裸果木适应干旱过程中都起到一定作用,这在一定程度上也体现了裸果木幼苗具有较强抗旱性的原因。然而,与之前的几个时间点相比,裸果木幼苗在干旱第18和22天时,这些物质含量的增加幅度有所减缓,这表明干旱条件的加剧可能会对幼苗造成一定的损害,并影响到脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白的生物合成过程。复水之后,随着时间的推移,这3种物质的含量都逐渐降低至对照组的水平。说明裸果木幼苗在经历干旱胁迫后的渗透调节系统已经大体上恢复,显示出其较强的恢复力^[44]。

3.3 土壤持续干旱及复水对裸果木幼苗抗氧化特性的影响

长期的水分亏缺不仅会导致植物出现持续的代谢紊乱和生理功能障碍,还会引发植物体内大量活性氧的产

生^[45]。随着干旱期的持续,植物体内积累的活性氧种类(reactive oxygen species, ROS)将干扰其正常的生理生化活动,进而引起细胞的氧化性损伤,促使细胞膜发生脂质过氧化反应。MDA作为脂质过氧化的关键产物,其含量的变化水平可以有效地反映植物对干旱的抵抗力^[46]。本研究中,随着干旱胁迫的加剧,裸果木幼苗叶片中MDA的含量呈上升趋势,且在干旱第22天时达到最高值。这一发现与Ge等^[47]对夏玉米耐旱性的研究结果相吻合,表明在干旱胁迫下,裸果木幼苗的叶片细胞受到明显的过氧化损伤。复水第5天时,裸果木幼苗叶片中的MDA含量仍极显著高于对照水平。这可能是由于MDA作为干旱胁迫期间膜脂过氧化的产物,复水后仍然在叶片内保持较高水平,短期内难以彻底清除。此外,干旱引起的叶片膜脂过氧化损伤也需要一定时间来修复。在复水第10天时,降低至对照水平,说明裸果木幼苗在干旱复水后对过氧化损伤具有较强的修复能力。植物在漫长的进化历程中,发展出了一套复杂的活性氧防御系统,该系统包括以SOD、POD和CAT为代表的酶类抗氧化剂,以及AsA和GSH等非酶类抗氧化剂。这些组分协同作用,清除过量的活性氧,减少细胞的氧化损伤,维持植物的正常生长和发育^[48-49]。

SOD是植物体内活性氧代谢的关键酶,构成了植物抗氧化防御的第一道防线^[50]。SOD通过分解第一个中间产物超氧自由基($\cdot\text{O}_2^-$),生成 H_2O 和 O_2 。而CAT和POD的主要作用则是清除植物体内的过氧化氢(H_2O_2)^[51]。本研究发现,随着干旱程度的增大SOD活性增强,干旱至第18天后SOD活性下降,这与崔鹏等^[18]得出的先上升后下降规律一致,表明该胁迫程度超出了裸果木幼苗的耐受范围,清除自由基的能力下降,引起植物自身代谢失衡,从而使酶活性下降。POD活性随着干旱程度的加剧呈上升趋势且显著高于对照,说明在干旱处理下,裸果木幼苗叶片通过启动POD酶的抗氧化机制来减轻干旱造成的膜伤害,其在干旱胁迫中发挥着关键的作用,这与吴森等^[52]的研究结果一致。与此相反,CAT的活性随着干旱时间的延长而逐渐降低,这表明随着干旱的加剧,CAT的活性在一定程度上受到了抑制,这与干旱胁迫下甜橙(*Citrus sinensis*)^[53]的CAT活性变化规律一致。黄海霞等^[19]的研究提出,随着胁迫程度的增加,裸果木根系POD活性显著下降、CAT活性持续上升,这也说明干旱胁迫下,裸果木不同组织采取的抗氧化方式存在差异。在复水处理后,裸果木叶片中的SOD和POD活性总体上呈下降趋势,而CAT活性则呈上升趋势,到复水第10天时,SOD、POD和CAT活性略高于充分供水时。由此可见,裸果木在干旱之后,其体内活性氧的产生与清除机制已基本恢复至平衡状态,显示出该植物具有较强的恢复能力。

AsA和GSH是一类高分子量的抗氧化物质,它们不仅能够直接清除植物体内因环境压力而产生的ROS,还能通过AsA—GSH循环间接地促进ROS的清除^[54]。在正常植物体内,活性氧的生成与清除之间保持着动态平衡,而AsA—GSH循环在这个平衡过程中扮演着至关重要的角色^[55]。本研究观察到,在干旱胁迫加剧的情况下,裸果木幼苗叶片中的AsA含量逐渐上升,这表明干旱胁迫刺激了裸果木叶片内大量AsA的合成。GSH同样是一种重要的抗氧化剂,它存在氧化型(oxidized glutathione, GSSG)和还原型(GSH)两种状态。谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)的作用是将氧化型的GSSG还原为GSH,进而参与到活性氧的清除过程中。本研究发现裸果木幼苗的GSH含量呈显著下降的趋势,这可能意味着干旱胁迫影响了GSH的合成或其在氧化还原循环中的稳定性^[56]。复水之后,AsA含量呈下降趋势,GSH的含量呈上升趋势,到了第10天时,它们的含量均超过了对照组,这表明裸果木幼苗具有较强的恢复力,能够有效地响应复水条件,并恢复其抗氧化能力。

4 结论

干旱胁迫下,幼苗叶水势呈下降趋势,干旱程度较为严重时,叶水势极显著低于其对照,Pro、SP和SS显著积累,降低渗透势,这表明裸果木采取的是维持低水势耐受干旱策略。

在持续性干旱条件下,裸果木叶片中的MDA含量显著上升,表明膜系统的过氧化程度加剧。为了应对这一情况,叶片主要通过增强SOD和POD的酶活性,并积累更多的AsA来清除过量的活性氧,从而减轻对膜系统的损害。

在经历一段时间的干旱后进行复水,叶片表现出较强的恢复力。到了复水第5天时,SP含量、SOD和CAT活性已基本恢复到对照组的水平,而其他各项指标在复水第10天时也大致恢复到了对照水平。

参考文献 References:

- [1] Feng Y Z, Zhao Y, Wang B P, *et al.* Effects of drought and rewatering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Paulownia catalpifolia* seedlings. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, 40(4): 1—8.
冯延芝, 赵阳, 王保平, 等. 干旱复水对楸叶泡桐幼苗光合和叶绿素荧光的影响. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(4): 1—8.
- [2] Yang Y, Zhou Y, Ban X W, *et al.* Effects of morphological and physiological characteristics of *Coix lacryma-jobi* L. seedlings under drought stress. [2024-05-10]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230706.1405.006.html>.
杨云, 周宇, 班秀文, 等. 干旱胁迫对薏苡幼苗形态和生理特征的影响. [2024-05-10]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230706.1045.006.html>.
- [3] Wang R H. *Physiological study on stress resistance of psammophyte Agropyron cristatum*. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2003.
王荣华. 沙生植物——冰草抗逆生理研究. 南京: 南京林业大学, 2003.
- [4] Mohammad M, Sadaf C, Daniel K, *et al.* Drought: sensing, signalling, effects and tolerance in higher plants. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1291—1300.
- [5] Lai J L, Luo X G. High-efficiency antioxidant system, chelating system and stress-responsive genes enhance tolerance to cesium ionotoxicity in Indian mustard (*Brassica juncea* L.). *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2019, 181: 491—498.
- [6] Huang L, Peng Y K, Li H L, *et al.* Effects of soil moisture regimes on growth and photosynthesis of the riparian plant *Bolboschoenus planiculmis*. *Forest Science and Practice*, 2013, 15(2): 105—113.
- [7] Wang B. *Research of drought and cold resistance of introduced woody ornamental plants in Inner Mongolia Bayan Obo Mining District*. Beijing: Beijing Forestry University, 2012.
王斌. 内蒙古白云鄂博矿区引种木本观赏植物抗旱和抗寒研究. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [8] Wu R X, Yang J C, Wang L Q, *et al.* Physiological response of flax seedlings with different drought-resistances to drought stress. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2019, 34(2): 145—153.
吴瑞香, 杨建春, 王利琴, 等. 不同抗旱类型胡麻幼苗对干旱胁迫的生理响应. *华北农学报*, 2019, 34(2): 145—153.
- [9] Farquhar G D, O'leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 1982, 9(2): 121—137.
- [10] Zhang Y Y, Wang J X, Ma X, *et al.* Effects of drought and rewatering on chlorophyll fluorescence parameters of *Platycladus orientalis*. *Research of Soil and Water Conservation*, 2021, 28(2): 242—247, 255.
张玉玉, 王进鑫, 马戌, 等. 土壤干旱及复水对侧柏叶绿素荧光参数的影响. *水土保持研究*, 2021, 28(2): 242—247, 255.
- [11] Liang A H, Ma F Y, Liang Z S, *et al.* Studies on the physiological mechanism of functional compensation effect in maize root system induced by re-watering after draught stress. *Journal of Northwest A & F University (Natural Sciences Edition)*, 2008, 36(4): 58—64.
梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 等. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2008, 36(4): 58—64.
- [12] Xiong H H, Yun C, Jing K X, *et al.* Morphological and physiological changes in *Artemisia selengensis* under drought and after rehydration recovery. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 851942.
- [13] Niu X Y, Ma R. Effects of drought stress on leaf physiology of *Reaumuria soongorica* seedlings during the growing season. *Pratacultural Science*, 2023, 40(10): 2483—2492.
牛欣益, 马瑞. 红砂幼苗叶片生理特性对干旱胁迫的响应. *草业科学*, 2023, 40(10): 2483—2492.
- [14] Liu J, Li M Q, Chang J F, *et al.* Physiological characteristics of soybean leaves at different growth stages. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2022, 43(8): 622—632.
刘江, 李明倩, 常峻菲, 等. 干旱胁迫及复水对大豆关键生育时期叶片生理特性的影响. *中国农业气象*, 2022, 43(8): 622—632.
- [15] Xu L M, Cao Y, Tang S W, *et al.* Effects of drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Arundo donax* var. *versicolor*. *Science of Soil and Water Conservation*, 2020, 18(3): 59—66.

- 许令明, 曹昀, 汤思文, 等. 干旱胁迫及复水对花叶芦竹生理特性的影响. 中国水土保持科学, 2020, 18(3): 59—66.
- [16] Yang Z P, Xu Y L, Li Z J. The leaf blade anatomical structures and their ecological adaptability of *Gymnocarpus przewalskii* Maxim. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011, 39(7): 3929—3931.
杨赵平, 徐雅丽, 李志军. 裸果木叶片的解剖结构与生态适应性. 安徽农业科学, 2011, 39(7): 3929—3931.
- [17] Lian Z H. Physiological responses of *Gymnocarpus przewalskii* leaves to natural drought. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
连转红. 裸果木叶片对自然干旱的生理响应. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [18] Cui P, Huang H X, Yang Q Q. Response of biomass and antioxidant enzyme activities of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings to drought stress. Science of Soil and Water Conservation, 2020, 18(5): 112—118.
崔鹏, 黄海霞, 杨琦琦. 裸果木幼苗生物量和抗氧化酶活性对土壤干旱胁迫响应. 中国水土保持科学, 2020, 18(5): 112—118.
- [19] Huang H X, Yang Q Q, Cui P, et al. Changes in morphological and physiological characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* roots in response to water stress. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(1): 197—207.
黄海霞, 杨琦琦, 崔鹏, 等. 裸果木幼苗根系形态和生理特征对水分胁迫的响应. 草业学报, 2021, 30(1): 197—207.
- [20] Huang H X, Han G J, Chen N L, et al. Water consumption pattern of *Capsicum annuum* under regulated deficit irrigation in desert oasis. Journal of Natural Resources, 2012, 27(5): 747—756.
黄海霞, 韩国君, 陈年来, 等. 荒漠绿洲调亏灌溉条件下辣椒耗水规律研究. 自然资源学报, 2012, 27(5): 747—756.
- [21] Chen J H. The characteristics of drought resistance of seedlings of five tree species. Taian: Shandong Agricultural University, 2003.
陈吉虎. 五树种的苗期抗旱特性研究. 泰安: 山东农业大学, 2003.
- [22] Zeng J W, Deng G M, Gao C Y, et al. Comparative proteomic analysis in peels of Chuntianju (*Citrus reticulata* Blanco) and its mutant. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(24): 4965—4978.
曾继吾, 邓贵明, 高长玉, 等. ‘春甜橘’及其突变体果皮差异相关蛋白质组分析. 中国农业科学, 2015, 48(24): 4965—4978.
- [23] Li H S. Water potential and plants. Plant Physiological Communication, 1981, 27(3): 53—60.
李合生. 水势与植物. 植物生理学通讯, 1981, 27(3): 53—60.
- [24] Wei C B, Zhang P, Qin Y, et al. Physiological responses of Yixing lily leaf and bulb to drought stress. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 11(1): 33—35, 58.
- [25] Miao W D, Wang M, Gao H C, et al. Effects of exogenous melatonin on antioxidant enzyme activity and AsA—GSH cycle of different grape varieties under low temperature stress. Jiangsu Agricultural Sciences, 2021, 49(23): 133—138.
苗卫东, 王萌, 高换超, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下不同葡萄品种抗氧化酶活性和AsA—GSH循环的影响. 江苏农业科学, 2021, 49(23): 133—138.
- [26] Pei H L, Cheng X M, Huang X Y, et al. Key issues and algorithms of multiple-input-multiple-output over-the-air testing in the multi-probe anechoic chamber setup. Science China (Information Sciences), 2022, 65(3): 51—77.
- [27] Yang S S, Gao J F, Li X J. Leaf senescence in higher plant. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2001, 21(6): 223—229.
杨淑慎, 高俊凤, 李学俊. 高等植物叶片的衰老. 西北植物学报, 2001, 21(6): 223—229.
- [28] Shandong Agricultural College, Northwest Agricultural College. Experimental guidance of plant physiology. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1980: 121—128.
山东农学院, 西北农学院. 植物生理学实验指导. 济南: 山东科学技术出版社, 1980: 121—128.
- [29] Fu A H, Chen Y N, Li W H, et al. Research advances on plant water potential under drought and salt stress. Journal of Desert Research, 2005, 25(5): 744—749.
付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 等. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展. 中国沙漠, 2005, 25(5): 744—749.
- [30] Wang J X, Huang B L, Wang M C, et al. Sensitivity of *Platycladus orientalis* young tree to water stress and its transpiration efficiency at different growth stages during annual growth period. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(4): 711—718.
王进鑫, 黄宝龙, 王明春, 等. 侧柏幼树不同生长阶段对水分的敏感性与蒸腾速率. 生态学报, 2005, 25(4): 711—718.
- [31] Wang J X, Huang B L, Wang M C, et al. Transpiration water consumption of young *Platycladus orientalis* and *Robinia pseudoacacia* trees and their correction functions under different water supply. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(3): 419—425.
王进鑫, 黄宝龙, 王明春, 等. 不同供水条件侧柏和刺槐幼树的蒸腾耗水与土壤水分应力订正. 应用生态学报, 2005, 16

- (3): 419—425.
- [32] Li G F. Studies on photosynthetic apparatus operation in apple leaves under drought stress. Yangling: Northwest A & F University, 2014.
李国防. 干旱胁迫下苹果叶片光合机构运转的研究. 杨凌:西北农林科技大学, 2014.
- [33] Li J W, Wang J X, Zhang M L, *et al.* Effect of drought and rewater on leaf water potential of *Robinia pseudoacacia*. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(3): 33—36.
李继文, 王进鑫, 张慕黎, 等. 干旱及复水对刺槐叶水势的影响. 西北林学院学报, 2009, 24(3): 33—36.
- [34] Lv C Y, Gao Z X, Yan Y, *et al.* Effects of drought-rewatering on leaf water potential of two *Dendrobium* plants. Guihaia, 2021, 41(2): 177—182.
吕朝燕, 高智席, 严羽, 等. 干旱—复水对两种石斛属植物叶水势的影响. 广西植物, 2021, 41(2): 177—182.
- [35] Wang D, Yao J, Yang X, *et al.* Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst mount area under different drought stress intensities: Taking six forestation seedlings in karst Mountainous region for example. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(8): 2216—2226.
王丁, 姚健, 杨雪, 等. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. 生态学报, 2011, 31(8): 2216—2226.
- [36] Li D Q, Zou Q, Cheng B S. Methods for determination of plant osmotic adjustment. Plant Physiology Communications, 1991, 27(4): 296—298.
李德全, 邹琦, 程炳嵩. 植物渗透调节的测定方法介绍. 植物生理学通讯, 1991, 27(4): 296—298.
- [37] Kuang Y W, Xu Y M, Zhang L L, *et al.* Dominant trees in a subtropical forest respond to drought mainly via adjusting tissue soluble sugar and proline content. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 802
- [38] Zhou R L, Sun G J, Wang H O. Osmoregulation changes in desert plants under drought and high temperature stresses, related to their resistance. Journal of Desert Research, 1999(S1): 19—23.
周瑞莲, 孙国钧, 王海鸥. 沙生植物渗透调节物对干旱、高温的响应及其在抗逆性中的作用. 中国沙漠, 1999(S1): 19—23.
- [39] Huang Y, Liu D Y, Li T J, *et al.* Drought tolerance of 5 *Camellia oleifera* varieties in Yunnan Province. Journal of West China Forestry Science, 2017, 46(2): 144—149.
黄钰, 刘代亿, 李甜江, 等. 云油茶5个优良品种苗木抗旱性研究. 西部林业科学, 2017, 46(2): 144—149.
- [40] Sun G R, Zhang R, Jiang L F, *et al.* Water metabolism and changes of several osmotica in leaves of *Betula platyphylla* seedlings under drought stress. Bulletin of Botanical Research, 2001, 21(3): 413—415.
孙国荣, 张睿, 姜丽芬, 等. 干旱胁迫下白桦(*Betula platyphylla*)实生苗叶片的水分代谢与部分渗透调节物质的变化. 植物研究, 2001, 21(3): 413—415.
- [41] Wang W, Li D Q, Li C X, *et al.* Effects of water stress on osmotic adjustment of leaves and roots of maize with different drought resistance. Acta Agriculture Boreali-Sinica, 2000(S1): 8—15.
王玮, 李德全, 李春香, 等. 水分胁迫对抗旱性不同的玉米品种根、叶渗透调节能力及渗透调节物质的影响. 华北农学报, 2000(S1): 8—15.
- [42] Ban T T, Zhang S Q, Xiao T J, *et al.* Effects of drought stress on protective enzyme activity and osmotic adjustment substances of *Stachys sieboldii* Miq. Acta Agriculture Universitatis Jiangxiensis, 2018, 40(5): 956—964.
班甜甜, 张素勤, 肖体菊, 等. 干旱胁迫对草石蚕保护酶活性和渗透调节物质的影响. 江西农业大学学报, 2018, 40(5): 956—964.
- [43] Chen A P, Sui X Q, Wang Y X, *et al.* Effects of drought and rewatering on growth and physiological characteristics of *Seriphidium transiliense* seedlings. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(5): 1216—1225.
陈爱萍, 隋晓青, 王玉祥, 等. 干旱胁迫及复水对伊犁绢蒿幼苗生长及生理特性的影响. 草地学报, 2020, 28(5): 1216—1225.
- [44] Lv C Y, Gao Z X, Xu X X, *et al.* Effects of drought stress and dehydration on the physiological characteristics of *Alsophila spinulosa*. Forestry Resource Management, 2022(5): 160—168.
吕朝燕, 高智席, 徐兴线, 等. 干旱胁迫及复水对桫欏生理特性的影响. 林业资源管理, 2022(5): 160—168.
- [45] Safari M, Khorasaninejad S, Soltanloo H. Involvement of abscisic acid on antioxidant enzymes activity and gene expression in *Lavandula angustifolia* cv. Munstead under drought stress. Acta Physiologiae Plantarum, 2024, 46(4): 44.
- [46] Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiology, 2006, 141(2): 391—396.

- [47] Ge T D, Sui F G, Bai L P, *et al.* Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Agricultural Sciences in China*, 2006, 5(4): 291–298.
- [48] Yang W, Liu W H, Ma X, *et al.* Effects of ROS accumulation and antioxidant system in two different drought resist *Elymus sibiricus* under drought stress. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3): 684–693.
杨伟, 刘文辉, 马祥, 等. 干旱胁迫对2种不同抗旱性老芒麦幼苗ROS积累及抗氧化系统的影响. *草地学报*, 2020, 28(3): 684–693.
- [49] Hassan I A, Basahi J M, Haiba N S, *et al.* Investigation of climate changes on metabolic response of plants: Interactive effects of drought stress and excess UV-B. *Journal of Earth Science & Climatic Change*, 2012, 4(1): 1–6.
- [50] Yu P, Luo L, He J Y, *et al.* Physiological responses of *Taxis media* cv. *hicksii* under CH₂O stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(9): 1791–1799.
余普, 罗蓝, 何佳忆, 等. 曼地亚红豆杉对甲醛胁迫的生理响应. *西北植物学报*, 2015, 35(9): 1791–1799.
- [51] Wu J W, Wang Q Y. Effects of PEG stress on resistance physiological and biochemical indexes of wild and cultivated *Taraxacum mongolicum*. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2010, 26(2): 264–271.
吴嘉雯, 王庆亚. 干旱胁迫对野生和栽培蒲公英抗性生理生化指标的影响. *江苏农业学报*, 2010, 26(2): 264–271.
- [52] Wu M, Liu X B, Ding L R, *et al.* Effects of silicon on germination and physiological characteristics of alfalfa under drought stress simulated by PEG. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(6): 1258–1264.
吴淼, 刘信宝, 丁立人, 等. PEG模拟干旱胁迫下硅对紫花苜蓿萌发及生理特性的影响. *草地学报*, 2017, 25(6): 1258–1264.
- [53] Yang F Y, Wei C F, Liu Y. Protective enzyme systems in orange leaves under drought stress. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2006, 12(1): 119–124.
杨方云, 魏朝富, 刘英. 干旱胁迫下甜橙叶片保护酶体系的变化研究. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(1): 119–124.
- [54] Zheng Q L, Yang Z R, Zhang X Y, *et al.* Effects of drought stress on ascorbic acid contents and metabolism related enzymes of *Pugionium cornutum* and *P. dolabratum*. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(12): 1865–1874.
郑清岭, 杨忠仁, 张晓艳, 等. 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥抗坏血酸含量及其代谢相关酶的影响. *植物生理学报*, 2018, 54(12): 1865–1874.
- [55] Wang J, Li D Q. Effects of water stress on AsA–GSH cycle and H₂O₂ content in maize root. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(2): 98–100.
王娟, 李德全. 水分胁迫对玉米根系AsA–GSH循环及H₂O₂含量的影响. *中国生态农业学报*, 2002, 10(2): 98–100.
- [56] Jiang Z Z, Zhu H G, Zhu H Y, *et al.* Exogenous ABA enhances the antioxidant defense system of maize by regulating the AsA–GSH cycle under drought stress. *Sustainability*, 2022, 14(5): 3071.