

## 四翅滨藜和多枝柽柳对土壤干旱的响应差异<sup>1</sup>

胡焕琼<sup>1,2</sup>, 李利<sup>3</sup>, 于军<sup>2,4</sup>, 梁海连<sup>1,2</sup>, 吕瑞恒<sup>2,4\*</sup>

(1 塔里木大学生命科学与技术学院, 新疆阿拉尔 843300; 2 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 新疆阿拉尔 843300; 3 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆乌鲁木齐 830011; 4 塔里木大学园艺与林学学院, 新疆阿拉尔 843300)

**摘要:** 在干旱区防护林建设中, 选择抗逆性和适应力强的植物树种是关键。通过模拟不同干旱梯度的盆栽控水实验以比较塔里木盆地引种植物四翅滨藜和乡土植物多枝柽柳对干旱胁迫生态适应性差异。结果表明: (1) 随着干旱程度增加, 四翅滨藜和多枝柽柳叶片含水量均逐渐降低, 保水力、脯氨酸含量、相对电导率逐渐增大。四翅滨藜和多枝柽柳的可溶性糖含量、丙二醛含量分别在在轻度、重度干旱下有最大值, 多枝柽柳的增幅更大。(2) 四翅滨藜和多枝柽柳 POD 活性逐渐增大, 重度干旱下, 多枝柽柳较对照增加的百分比约为四翅滨藜的 3 倍; 在中度干旱下 SOD 活性最大, 多枝柽柳较对照增加的百分比约为四翅滨藜的 5 倍。(3) 四翅滨藜和多枝柽柳叶绿素含量均为轻度干旱>对照>中度干旱>重度干旱, 多枝柽柳的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间二氧化碳浓度均逐渐降低, 轻度干旱对四翅滨藜叶绿素和光合能力有略微促进作用。(4) 相关性和主成分分析结果显示干旱胁迫下多枝柽柳各性状间的联系更紧密, 四翅滨藜不易改变性状和性状之间的联系, 相对保守。结论: 四翅滨藜受到干旱胁迫的影响较小, 其干旱适应性强于多枝柽柳。

**关键词:** 四翅滨藜; 多枝柽柳; 生理特征; 干旱适应性

### Differences in response to soil drought in *Atriplex canescens* and *Tamarix ramosissima*

**Abstract:** In the construction of shelter forests in arid areas, the selection of plant species with strong stress tolerance and adaptability is the key. By simulating the pot water control experiment with different drought gradients, the ecological adaptability of the introduced plant *Atriplex canescens* and the native plant *Tamarix ramosissima* willow to drought stress was compared. The results showed that: (1) With the increase of drought degree, the water content of the leaves of *A. canescens* and *T. ramosissima* decreased gradually, and the Water retention capacity, Proline content and Relative conductivity gradually increased. The Soluble sugar content and Malondialdehyde content of *A. canescens* and *T. ramosissima* were the maximum in mild and severe drought, respectively, and the increase rate was greater in *T. ramosissima*. (2) The POD activity of *A. canescens* and *T. ramosissima* increased gradually, and under severe drought, the percentage increase of *T. ramosissima* compared to the control was about 3 times that of *A. canescens*; SOD activity was greatest under moderate drought, and the percentage increase in *T. ramosissima* compared to the control was about 5 times that of *A. canescens*. (3) The Chlorophyll content of *A. canescens* and *T. ramosissima* were mildly dry> control > moderate drought > severe drought, the net Photosynthetic rate, Transpiration rate, Stomatal conductance and Intercellular carbon dioxide concentration of *T. ramosissima* decreased gradually, and mild drought had a slight promoting effect on Chlorophyll and photosynthetic capacity of *A.*

<sup>1</sup> 基金项目: 新疆生产建设兵团重大科技项目计划“南疆沙区生态经济型屏障构建及产业链延伸技术研发与示范”(2021AB022); 艾西曼荒漠化治理植物选择及适应性研究(1123017)。

作者简介: 胡焕琼(1997-), 女, 硕士研究生, 主要从事荒漠生态系统结构与功能研究. E-mail: [530536195@qq.com](mailto:530536195@qq.com); \*吕瑞恒(1982-), E-mail: [lvrh514723@126.com](mailto:lvrh514723@126.com);

*canescens*. (4) The correlation and principal component analysis results showed that the relationship between the traits of *T. ramosissima* was closer under drought stress, and the relationship between traits and traits was not easy to change in *A. canescens*, which was relatively conservative. Conclusion: *A. canescens* is less affected by drought stress, and its drought adaptability is stronger than that of *T. ramosissima*.

**Keywords:** *Atriplex canescens*; *Tamarix ramosissima*; Physiological characteristics; Drought adaptability

我国西北干旱区是典型的生态脆弱区, 植被稀少环境恶劣, 风沙频发水土流失严重。种植耐旱性强、生长稳定的物种是水土保持与防风固沙最为经济有效的措施。了解植物对胁迫的适应能力, 对比并选择出适应性强的植物种, 是实现这一目标的关键。干旱胁迫是一种常见的非生物胁迫, 植物在干旱胁迫环境下生存并生长, 不仅取决于植物体本身的结构特性, 还取决于植物体对于干旱胁迫的耐受力及其对生长环境的适应性<sup>[1]</sup>。严重的干旱胁迫导致植物的光合作用减弱、气孔关闭<sup>[2]</sup>, 抑制植物的生长, 并诱导一系列应激反应<sup>[3]</sup>。在干旱胁迫下植物细胞生成活性氧(ROS), 高水平的 ROS 导致植物细胞膜结构损伤及其对细胞代谢产生影响<sup>[4]</sup>, 植物具有高效的酶(如超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶谷胱甘肽还原酶等)和非酶(类胡萝卜素、抗坏血酸、谷胱甘肽等)抗氧化系统清除高水平 ROS<sup>[5-6]</sup>, 因此干旱胁迫能诱导植物体产生各种抗氧化酶。此外干旱胁迫下可引发植物脂质过氧化产生丙二醛, 损伤膜系统<sup>[7]</sup>。而一系列渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等)<sup>[3,8]</sup>含量往往增加以调节渗透平衡以适应干旱环境。因此, 在干旱胁迫下, 植物光合产物、抗氧化酶、渗透调节物质等含量的变化往往可以作为植物维持内环境稳定性, 忍耐干旱胁迫的能力的重要指标。

四翅滨藜(*Atriplex canescens*), 为苋科滨藜属植物, 在干旱和半干旱区广泛分布, 可以防风固沙, 改良盐碱地, 修复重金属污染, 是用于生态修复和水土保持的良好灌木<sup>[9-10]</sup>, 且其叶片含有丰富的粗蛋白和多种营养物质, 是一种优良的饲草资源<sup>[11]</sup>。当前四翅滨藜引种到塔里木盆地广泛种植, 在风沙前沿区生长良好。多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*), 广泛分布于塔里木盆地河岸以及沙丘间, 耐高温、寒冷、盐碱和极端干旱能力强, 是塔里木盆地的乡土树种, 在荒漠生态系统中发挥着重要作用<sup>[12]</sup>。2 种灌木具有较强适应性且有较高经济价值, 适应于风沙前沿区的自然条件, 有望成为西北干旱沙漠区植被恢复和农牧业发展的优良材料。但是, 作为引种植物, 四翅滨藜对当地条件的适应特性, 及其与乡土树种多枝柽柳在适应特性上的差异还不清楚。

本研究对多枝柽柳和四翅滨藜在干旱胁迫下的水分生理、光合作用、渗透调节、氧化防御的响应进行综合分析, 比较两者对土壤干旱的适应差异, 为干旱区防护林建设、饲草资源开发提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地设在南疆阿克苏地区塔里木大学园艺实验站(东经 81°27', 北纬 40°54'), 暖温带大陆性干旱荒漠气候, 极端最低温 -28℃, 最高温 40℃, 年均太阳辐射 133.7~146.3 Kcal·cm<sup>-2</sup>, 年均日照 2556.3~2991.8 h, 雨量稀少, 年均降水量 40.1~82.5 mm, 年均蒸发量 1876.6~2558.9 mm, 土壤以荒漠沙土为主。

### 1.2 试验设计

#### 1.2.1 实验材料

2021 年 3 月选取健康饱满去翅的四翅滨藜种子进行催芽处理, 播种到土壤中, 进行管护保证幼苗正常

生长, 2年生多枝桤柳幼苗采自本地区河岸旁。

### 1.2.2 处理方法

2022年7月选取长势一致的实生苗移栽于花盆中, 每盆一株, 每种移栽40盆, 盆栽土选取荒漠河岸沙土, 每盆3kg, 环刀法测土壤田间持水量为24.2%, 土壤容重 $1.51\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ , 全氮含量 $0.12\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全碳 $16.14\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全磷含量 $0.31\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全钾含量 $11.91\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 移栽完成后进行相同适宜的水肥管理。8月初开始, 结合我国的农业土壤干旱等级标准(GB/T 32136-2015, 含水量在12%-15%之间为轻旱, 8%左右为中旱, 5%以下为重旱), 根据土壤田间持水量实测值以无水分胁迫作为对照(CK)同时设置轻度( $W_1$ )、中度( $W_2$ )和重度( $W_3$ )干旱处理, 每个处理8盆(表1); 在处理前2天对所有盆栽均充分浇水, 每天测定土壤含水量直至达到设定梯度时通过每天称重浇水控制土壤含水量。处理30天后(9月5日), 在早上10:00-11:00测定光合参数, 同期选取无病虫害的成熟叶片(形态学上端往下数第3-5片叶), 放于有编号的自封袋中用冰盒运回实验室, 选取5个新鲜叶片测定叶片相对含水量和保水力, 剩余叶片用液氮速冻后放入 $-80^\circ\text{C}$ 冰箱中保存用于测定相关生理生化指标。

表1 土壤水分梯度设置

Tab.1 Soil moisture gradient setting

| 水分处理<br>Moisture treatment | 田间持水量<br>Fieldcapacity(%) | 土壤含水量<br>Soilmoisture content(%) |
|----------------------------|---------------------------|----------------------------------|
| CK(对照)                     | 70-80                     | 17-19                            |
| $W_1$ (轻度干旱)               | 50-60                     | 12-14                            |
| $W_2$ (中度干旱)               | 30-40                     | 7-10                             |
| $W_3$ (重度干旱)               | 10-20                     | 4-5                              |

### 1.2.3 指标测定及方法

用LI-6400-2B红蓝光源, 将光强设置为 $1500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 温度设置为 $35^\circ\text{C}$ , 空气流速设置为 $500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 用缓冲瓶控制参比室 $\text{CO}_2$ 浓度与外界环境一致, 在晴朗天气10:00-11:00测定净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ ), 计算水分利用效率( $\text{WUE}$ )= $P_n/T_r$ , 愈创木酚法、靛蓝四唑比色法分别测定过氧化物酶(POD)活性和超氧化物歧化酶(SOD)活性, 相对电导率性采用电导仪法, 光合色素(叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素)采用95%乙醇浸泡提取法<sup>[13]</sup>, 蒽酮比色法测定可溶性糖(SS)含量, 酸性茚三酮显色法测定脯氨酸含量(PRO), 硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量(MDA), 叶片相对含水量(RWC)用浸泡烘干法<sup>[14]</sup>, 保水力用离体悬挂风干(24h)称重法<sup>[15]</sup>。

### 1.2.4 数据分析

数据采用SPSS26.0对实验数据用ANOVA进行分析, 采用Duncan法进行多重比较( $p<0.05$ ), Microsoft Excel2019整理数据, Origin2022作图, 图表中数据均为平均值 $\pm$ 标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤干旱对叶片含水量及渗透调节物质的影响

随着土壤干旱程度增加2种灌木叶片相对含水量持续降低。轻度、中度、重度干旱处理下四翅滨藜叶片相对含水量较对照分别降低了6.15%、7.60%、14.41%, 多枝桤柳叶片相对含水量分别降低了2.59%、5.46%、9.67%, 四翅滨藜降低幅度大于多枝桤柳。保水力与相对含水量相反, 与对照相比四翅滨藜叶片保

水力分别增大了 21.14%、51.81%、52.94%，多枝桧柳叶片保水力分别增大了 32.70%、45.67%、68.06%，多枝桧柳叶片保水力增幅更大(表 2)。

表 2 土壤干旱胁迫对 2 种灌木叶片相对含水量和保水力的影响

Tab.2 Effects of soil drought stress on relative water content and water retaining capacity in leaves of two shrubs

| 物种                    | 土壤水分梯度         | 相对含水量          | 保水力             |
|-----------------------|----------------|----------------|-----------------|
| Species               | Soil moisture  | Relative water | Water retaining |
| <i>A. canescens</i>   | CK             | 88.19±1.19a    | 39.59±2.63c     |
|                       | W <sub>1</sub> | 82.77±0.98b    | 47.96±3.10b     |
|                       | W <sub>2</sub> | 81.49±1.10b    | 60.10±2.65a     |
|                       | W <sub>3</sub> | 75.48±0.26c    | 60.55±0.58a     |
| <i>T. ramosissima</i> | CK             | 80.74±0.0.38a  | 21.04±1.74a     |
|                       | W <sub>1</sub> | 78.65±1.00b    | 27.92±0.80b     |
|                       | W <sub>2</sub> | 76.33±1.07c    | 30.65±1.47b     |
|                       | W <sub>3</sub> | 72.93±1.58d    | 35.36±1.96a     |

注: CK、W<sub>1</sub>、W<sub>2</sub> 和 W<sub>3</sub> 表示无土壤水分胁迫(对照)、轻度、中度和重度土壤干旱胁迫。不同小写字母表示不同干旱梯度差异性显著 ( $P<0.05$ ), 下同。

随着土壤干旱程度升高, 2 种灌木的脯氨酸含量都逐渐升高, 与对照有显著性差异 ( $P<0.05$ )。重度干旱胁迫下四翅滨藜和多枝桧柳的脯氨酸含量都增加到最高, 分别较对照升高了 42.32%、21.88%, 四翅滨藜升高的幅度较多枝桧柳更大(图 1A)。

随着土壤干旱程度增大, 多枝桧柳叶片可溶性糖(SS)含量呈先增大后减小的趋势。四翅滨藜在轻度干旱胁迫下有最大值, 较对照升高了 62.19%, 多枝桧柳在中度干旱胁迫下有最大值, 较对照升高了 84.55%, 多枝桧柳的增加幅度更大(图 1B)。

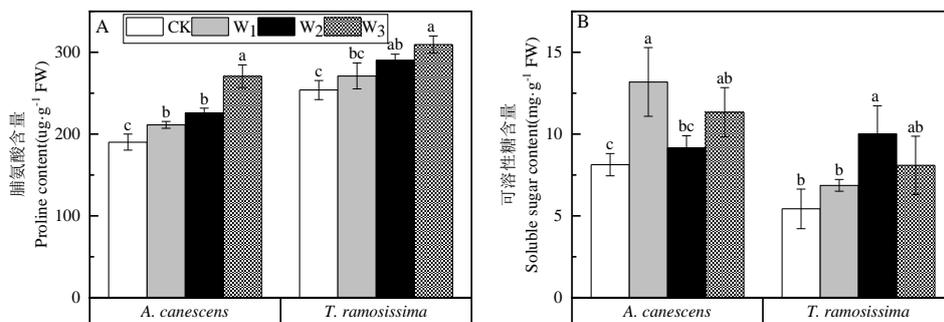


图 1 土壤干旱胁迫对 2 种灌木脯氨酸(A)和可溶性糖(B)含量的影响

Fig.1 Effects of soil drought stress on proline content (A) and soluble sugar content(B) in leaves of two shrubs

## 2.2 土壤干旱对叶片相对电导率及酶活性的影响

随着土壤干旱程度增大, 2 种灌木叶片的相对电导率均呈增大的趋势, 较对照有显著差异 ( $P<0.05$ )。土壤干旱处理引起对四翅滨藜叶片相对电导率增加, 但各干旱处理之间无显著影响 ( $P>0.05$ ), 而多枝桧柳叶片相对电导率在重度干旱处理下显著高于其余干旱处理, 较对照增大了 41.31%。在重度干旱处理下多枝桧柳丙二醛含量有最大值, 较对照增加了 154.99%, 四翅滨藜丙二醛含量在轻度干旱下有最大值, 较对照增加了 16.50%(表 3)。

随着土壤干旱程度增大, 2 种灌木的超氧化物歧化酶(SOD)活性呈先增大后减小的趋势, 而过氧化物酶(POD)呈逐渐增大的趋势。中度土壤干旱促进 2 种灌木的 SOD 活性增加, 较对照相比四翅滨藜和多枝桧柳

分别升高了 29.17%、163.56%，多枝桧柳累积更为明显。土壤干旱增加了四翅滨藜和多枝桧柳的 POD 活性，在轻度、中度和重度干旱处理下，四翅滨藜分别较对照增加了 2.65%、37.35%、51.83%，而相应的，多枝桧柳分别增大了 76.70%，98.69%、158.43%，多枝桧柳的增幅更大(表 3)。

表 3 不同土壤干旱胁迫对 2 种灌木相对电导率与酶活性影响

Tab.3 Effects of Different Soil Drought Stress on Relative conductivity and Enzyme Activity of Two Shrubs

| 物种<br>Species         | 土壤水分梯度<br>Soil moisture gradient | 相对电导率<br>Relative conductivity(%) | 丙二醛含量<br>Malondialdehyde content | SOD 活性<br>SOD activity (U·g <sup>-1</sup> FW) | POD 活性<br>POD activity (U·g <sup>-1</sup> FW) |
|-----------------------|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|---|---|
| <i>A. canescens</i>   | CK                               | 28.77±2.32b                       | 10.65±1.06b                      | 453.89±25.07                                  | 2778.88±394.                                  |
|                       | W <sub>1</sub>                   | 35.63±3.95a                       | 12.41±1.36a                      | 506.67±26.01                                  | 2852.65±252.                                  |
|                       | W <sub>2</sub>                   | 37.26±3.74a                       | 12.39±0.07a                      | 586.30±21.97a                                 | 3816.76±790.                                  |
|                       | W <sub>3</sub>                   | 39.24±3.41a                       | 10.08±0.09ab                     | 383.14±41.63c                                 | 4219.25±551.                                  |
| <i>T. ramosissima</i> | CK                               | 26.75±0.49c                       | 5.56±0.01c                       | 321.74±20.69                                  | 8.90±1.93c                                    |
|                       | W <sub>1</sub>                   | 32.32±3.38b                       | 7.53±0.05b                       | 783.42±98.13a                                 | 15.73±1.88b                                   |
|                       | W <sub>2</sub>                   | 35.09±2.60b                       | 7.31±0.56b                       | 847.98±36.66a                                 | 17.68±2.22ab                                  |
|                       | W <sub>3</sub>                   | 37.80±1.42a                       | 14.18±1.33a                      | 309.45±45.72                                  | 23.00±4.84a                                   |

### 2.3 土壤干旱对光合色素的影响

在轻度干旱条件下，四翅滨藜叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量较对照相比分别增加了 75.21%，72.04%、74.42%，多枝桧柳增加了 6.74%、10.05%、7.48%，均显著增加但四翅滨藜增幅更大。在中度和重度干旱条件下四翅滨藜叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素含量较对照相比无显著差异，多枝桧柳较对照相比呈显著降低(图 2)。

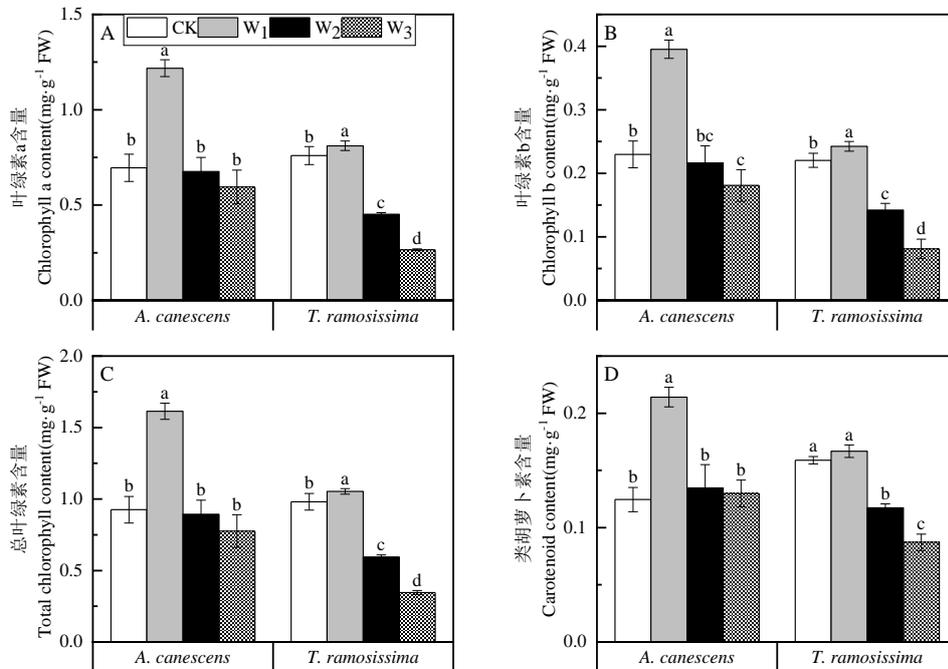


图 2 土壤干旱胁迫对 2 种灌木叶片光合色素的影响

Fig.2 Effects of Soil Drought Stress on Photosynthetic Pigments in Leaves of Two Shrubs

### 2.4 土壤干旱对光合参数的影响

如表 4, 随着干旱程度增加, 2 种植物的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率呈现下降的趋势, 而两种植物下降的趋势不同, 轻度干旱显著促进了四翅滨藜净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的增加, 但对水分利用效率没有显著影响。

对净光合速率, 四翅滨藜光合速率在轻度干旱下有最大值, 较对照升高了 8.20%, 在中度和重度干旱下多枝桤柳较对照分别降低了 55.15%、65.24%, 而四翅滨藜较对照分别降低了 19.66%、45.69%, 多枝桤柳较四翅滨藜降低幅度更大。

两种植物的蒸腾速率在中度和重度干旱下均有显著降低, 多枝桤柳较对照降低了 37.70%、42.67%, 而四翅滨藜则降低了 9.59%、45.15%, 多枝桤柳降低的幅度较四翅滨藜更大。

四翅滨藜水分利用效率中度干旱条件下降低了 11.20%, 而多枝桤柳则分布降低了 28.08%, 多枝桤柳较四翅滨藜降低幅度更为明显。而气孔导度, 两种植物在中、重度干旱胁迫下均没有显著差异。

表 4 不同土壤干旱胁迫对 2 种灌木光合参数的影响

Tab.4 Effects of Different Soil Drought Stress on Photosynthetic Parameters of Two Shrubs

| 树种<br>Species         | 土壤水分梯度<br>Soil moisture<br>gradient | 净光合速率<br>Pn<br>( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | 气孔导度<br>Gs<br>( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | 蒸腾速率<br>Tr<br>( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | 水分利用效率<br>WUE<br>( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}$ ) |
|-----------------------|-------------------------------------|--|--|---|--|
| <i>A. canescens</i>   | CK                                  | 17.37±0.93b  | 0.10±0.01b   | 2.61±0.12b  | 6.66±0.42a   |
|                       | W <sub>1</sub>                      | 18.80±0.43a  | 0.13±0.01a   | 2.77±0.02a  | 6.79±0.17a   |
|                       | W <sub>2</sub>                      | 13.96±0.12c  | 0.07±0.02c   | 2.36±0.04c  | 5.91±0.14b   |
|                       | W <sub>3</sub>                      | 9.43±0.23d   | 0.05±0.01c   | 1.43±0.04d  | 6.56±0.12a   |
| <i>T. ramosissima</i> | CK                                  | 22.03±0.31a  | 0.16±0.01a   | 3.25±0.15a  | 6.80±0.36a   |
|                       | W <sub>1</sub>                      | 15.77±0.64b  | 0.12±0.00b   | 2.40±0.03b  | 6.57±0.20a   |
|                       | W <sub>2</sub>                      | 9.88±0.33c   | 0.10±0.00c   | 2.02±0.03c  | 4.89±0.23b   |
|                       | W <sub>3</sub>                      | 7.66±0.17d   | 0.10±0.00c   | 1.86±0.06d  | 4.12±0.23c   |

## 2.5 相关性分析与主成分分析

四翅滨藜叶片含水量、色素含量与光合参数呈显著正相关, 保水力、POD 活性、脯氨酸含量呈显著负相关。多枝桤柳除 SOD 活性、可溶性糖含量外的性状间均有显著性差异, 保水力、相对电导率、丙二醛含量、POD 活性、脯氨酸含量、可溶性糖含量与光合参数呈显著负相关, 相对含水量、光合色素含量与光合参数呈显著正相关(图 3)。

本研究对多枝桤柳和四翅滨藜的 16 个性状值进行主成分分析, 将累积方差贡献率大于 80%且特征值大于 1 作为判别条件。结果表明四翅滨藜前 3 个主成分累积贡献率为 89.81%, 主成分 1 占 52.08%, 主要由叶片含水量、叶绿素含量及光合参数组成。主成分 2 占 23.69%, 主要由类胡萝卜素和可溶性糖含量组成。主成分 3 占 14.03%, 主要由 SOD 活性、丙二醛含量、水分利用效率组成。多枝桤柳 PCA 结果与四翅滨藜有明显差异, 前 2 个主成分累积贡献率为 89.49%。主成分 1 占 76.62%, 主成分 2 占 12.87%, 主成分 1 较好的概括了除 SOD 活性外其余指标的信息(表 5)。

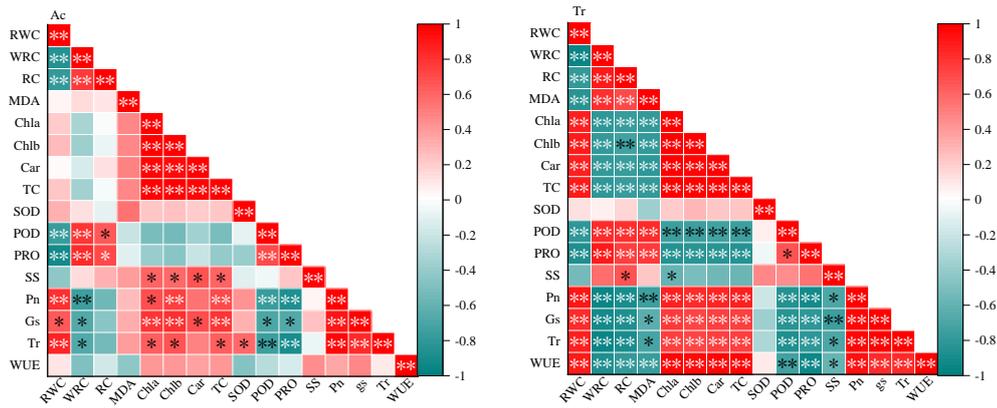


图 3 四翅滨藜(Ac)和多枝桉柳(Tr)的性状之间的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis is between the traits of four winged *A. canescens* (Ac) and *T. ramosissima* (Tr)

(RWC, 相对含水量; WRC, 保水力; RC, 相对电导率; MDA, 丙二醛含量; Chla, 叶绿素 a 含量; Chlb, 叶绿素 b 含量; Car, 类胡萝卜素含量; TC, 总叶绿素含量; SOD, 超氧化物歧化酶活性; POD, 过氧化物酶活性; PRO, 脯氨酸含量; SS, 可溶性糖含量; Pn, 光合速率; Gs, 气孔导度; Tr, 蒸腾速率; WUE, 水分利用效率; \*表示  $P < 0.05$  水平显著; \*\*表示  $P < 0.01$  水平显著)

表 5 四翅滨藜和多枝桉柳的性状之间的主成分分析

Table5 Principal component analysis between the traits of *A. canescens* and *T. ramosissima*

| 主成分  | <i>A. canescens</i> |        |        | <i>T. ramosissima</i> |        |        |
|------|---------------------|--------|--------|-----------------------|--------|--------|
|      | 指标                  | PC1    | PC2    | PC3                   | PC1    | PC2    |
| RWC  |                     | 0.734  | -0.66  | 0.092                 | 0.955  | 0.062  |
| WRC  |                     | -0.72  | 0.522  | 0.396                 | -0.943 | 0.096  |
| RC   |                     | -0.52  | 0.692  | 0.103                 | -0.882 | 0.227  |
| MDA  |                     | 0.369  | 0.419  | 0.676                 | -0.830 | -0.379 |
| Chla |                     | 0.826  | 0.54   | -0.039                | 0.938  | 0.241  |
| Chlb |                     | 0.863  | 0.488  | -0.046                | 0.916  | 0.320  |
| Car  |                     | 0.692  | 0.695  | 0.017                 | 0.935  | 0.239  |
| TC   |                     | 0.837  | 0.528  | -0.036                | 0.937  | 0.254  |
| SOD  |                     | 0.352  | -0.026 | 0.838                 | -0.007 | 0.980  |
| POD  |                     | -0.798 | 0.29   | 0.12                  | -0.863 | 0.052  |
| PRO  |                     | -0.798 | 0.51   | -0.091                | -0.907 | -0.057 |
| SS   |                     | 0.241  | 0.824  | -0.242                | -0.651 | 0.527  |
| Pn   |                     | 0.966  | -0.175 | 0.048                 | 0.979  | -0.174 |
| Gs   |                     | 0.94   | 0.051  | -0.089                | 0.883  | -0.425 |
| Tr   |                     | 0.918  | -0.235 | 0.287                 | 0.926  | -0.316 |
| WUE  |                     | 0.383  | 0.16   | -0.855                | 0.964  | 0.121  |
| 特征值  |                     | 8.333  | 3.791  | 2.245                 | 12.259 | 2.059  |
| 贡献率  |                     | 52.080 | 23.694 | 14.033                | 76.619 | 12.869 |
| 累积贡  |                     | 52.080 | 75.774 | 89.807                | 76.619 | 89.488 |
| 权重   |                     | 0.580  | 0.264  | 0.156                 | 0.856  | 0.144  |

### 3 讨论与结论

大量研究发现,在干旱环境中植物叶片会失水,导致叶片含水量降低,同时植物能通过提高细胞的保水能力,提高渗透调节物质含量,降低气孔导度等策略防止植物过度脱水,维持正常的生长代谢[6,16,17]。本研究结果表明,随着干旱胁迫加剧,四翅滨藜和多枝柽柳的叶片相对含水量呈线性下降,保水力逐渐增强,四翅滨藜相对含水量降幅更大,在重度干旱下多枝柽柳保水力增幅更大,多枝柽柳长期适应干旱环境叶片厚度增加,提高储水力有关[18]。在干旱胁迫下植物会通过渗透调节物质的积累以降低渗透势,脯氨酸和可溶性糖作为重要的渗透调节物质,能够增加细胞内渗透压,具有防止细胞脱水的作用。脯氨酸是水溶性最大的氨基酸,对植物无毒害作用,还参与叶绿素的合成,是一种有效的有机渗透调节物质,植物受到干旱胁迫时脯氨酸增加有助于植物组织持水,防止脱水,增强植物的抗旱能力[19-20]。可溶性糖含量也是一种重要的渗透调节物质,可溶性糖在水分限制下可降低渗透势,增强植物水分吸收[21]。本研究表明2种灌木在不同干旱处理下的可溶性糖含量均高于对照,脯氨酸含量均显著高于对照,这与前人研究干旱胁迫下柽柳、四翅滨藜、白栎(*Quercus fabri*)脯氨酸和可溶性糖含量升高一致[2,8,22]。四翅滨藜脯氨酸含量增幅较大,在干旱胁迫下的渗透调节发挥着关键作用。

干旱胁迫下植物体内活性氧和过氧化物水平升高,致使膜脂过氧化作用,降低细胞完整性,电解质外渗,生成大量终产物丙二醛,对细胞产生毒害作用[4,7]。在当前的研究中,干旱处理下丙二醛和相对电导率含量均高于对照,但在重度干旱处理下多枝柽柳响应更加明显,说明多枝柽柳膜脂过氧化程度高。植物启动防御系统以应对干旱胁迫下活性氧的毒害作用,研究表明多枝柽柳和四翅滨藜 SOD 活性在中度干旱水平下达到最大,多枝柽柳较对照相比增加了 163.56%,较四翅滨藜有更大的增幅。在重度干旱水平下多枝柽柳和四翅滨藜 POD 活性都最大,多枝柽柳较对照增加了 158.42%,其增幅较四翅滨藜更剧烈,表明多枝柽柳启动了更强的酶防御系统。

随着干旱程度增大,2种灌木的 SOD 酶活性在重度干旱处理下显著降低,可能是干旱胁迫下膜脂过氧化作用,积累  $H_2O_2$ ,致使 SOD 酶活性减弱,而 POD 活性被  $H_2O_2$  诱导增强,将  $H_2O_2$  分解,避免  $H_2O_2$  与超氧阴离子反应生产强活性的  $OH\cdot$ ,帮助植物应对逆境下产生的活性氧损伤[23-24]。SOD 酶活性在重度干旱处理下显著低于对照,也可能是重度干旱下植物氧化应激导致蛋白质氧化,致使酶活性丧失。熊仕发等研究也表明在重度干旱胁迫下白栎叶片抗氧化酶活性出现了不同程度的下降[22]。

叶绿素含量在光合作用中发挥着重要作用,水分亏缺是叶绿素降解的重要因素。研究表明2种植物的叶绿素以及类胡萝卜素含量在轻度干旱胁迫下有最大值,轻度干旱有利于2种灌木的光合色素积累,与席艳丽对四翅滨藜以及张玉玉等对侧柏(*Platycladus orientalis*)的研究一致[2,25],原因可能是轻度干旱诱导植物保护系统开启,提高叶绿素含量以维持正常的光合作用,随着干旱程度增大叶绿素合成途径受到不可逆的损伤,因此叶绿素含量降低。在轻度干旱下四翅滨藜色素含量增加,光合能力增强,而柽柳的光合能力持续降低。干旱条件抑制植物光合能力的因素是多方面的,干旱导致气孔关闭被认为是一个决定因素,而气孔导度又受植物内部与外界环境的相互作用控制。同时,干旱条件下光合酶活性、光合色素成分变化以及抗氧化防御平衡失调等都可能影响植物的光合作用[21]。

相关性表明,2种灌木对干旱环境的响应不同,四翅滨藜有46对显著相关的性状,多枝柽柳有97对显著相关的性状,主成分分析按照累积贡献率大于80%,将四翅滨藜的16个指标归为3类,而多枝柽柳归为2类,多枝柽柳在干旱胁迫下各性状之间的联系更加紧密。前人研究表明容易受环境胁迫的物种,

更容易改变性状，通过增强性状之间的补偿和权衡关系来适应干旱环境，使其性状间的相关性更多元化[26-27]。多枝桤柳在干旱胁迫下各性状之间的联系更加紧密，而四翅滨藜是相对保守型物种，不易改变性状及其性状间的关系去适应干旱环境。

总之，在干旱条件下，四翅滨藜主要通过增加脯氨酸含量，降低质膜透性，减少丙二醛含量，保持相对稳定的水分利用效率，来应对干旱胁迫。多枝桤柳主要通过启动抗氧化酶活性机制以及增强叶片持水力以应对干旱环境。四翅滨藜较少受干旱胁迫影响，不易改变性状，较桤柳有更强的耐旱性。

资助项目：国家博士后基金“吐鲁番城郊工业区人工防护林对土壤重金属及防风蚀机理研究”（2020T130554）

作者简介：若山古丽·芒力克（1995），女（维吾尔族），吐鲁番人，硕士研究生，从事荒漠化防治学研究。E-mail:2857843747@qq.com

通讯作者：阿丽亚·拜都热拉（1986），女（维吾尔族），吐鲁番人，博士，副教授，从事城市生态，荒漠化防治学研究。E-mail:aliya@xjau.edu.cn