文章编号:1000-7601(2025)06-0047-10 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2025.06.05

黑果枸杞对风沙胁迫的生理响应特征分析

韩东辰[1],陈 伟[2],牛欣玥[2]

(1.临汾职业技术学院生命科学系,山西 临汾 041000; 2.山西师范大学生命科学学院,山西 太原 030031)

摘 要:为探究黑果枸杞对风沙胁迫的生理响应特征,选取甘肃民勤青土湖区黑果枸杞种苗,在风洞实验室模拟净风和风沙流胁迫,并测定光合生理指标、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、膜脂过氧化程度和叶片气孔指标。结果表明:净风胁迫下,P_n、G_s、C_i 和 T_r 在风速 12 m·s^{-1}时达到峰值,分别 38.3 μmol·m^{-2}·s^{-1}、0.48 mol·m^{-2}·s^{-1}、8.01 μmol·mol^{-1}和 8.2 mmol·m^{-2}·s^{-1};SOD 活性在 5 m·s^{-1}时达到峰值 42.3 U·g^{-1},POD 活性在 15 m·s^{-1}时达到峰值 39.6 U·g^{-1}·min^{-1};CAT 活性在 12 m·s^{-1}时达到峰值 9.1 U·g^{-1}·min^{-1},脯氨酸含量在 12 m·s^{-1}时达到峰值 207 μg·g^{-1},MDA 含量在 12 m·s^{-1}时达到峰值 7.6 nmol·g^{-1},上表皮气孔密度在 5 m·s^{-1}时达到峰值 5 216 个·mm^{-2},下表皮气孔密度在 12 m·s^{-1}时达到峰值 3 368 个·mm^{-2}。风沙流胁迫下,P_n、G_s、C_i 和 T_r 随胁迫时间增加而上升,在 24 min 时达到峰值,分别为 19.1 μmol·m^{-2}·s^{-1}、0.95 mol·m^{-2}·s^{-1}、16.3 μmol·mol^{-1}和 17.7 mmol·m^{-2}·s^{-1};SOD 活性在 8 min 时达到峰值 36.2 U·g^{-1};POD 活性在 12 m·s^{-1}时达到峰值 65.6 U·g^{-1}·min^{-1};CAT 活性在 8 min 时达到峰值 10.8 U·g^{-1}·min^{-1};脯氨酸含量在 16 min 时达到峰值 231 μg·g^{-1};可溶性糖含量在 12 m·s^{-1}时达到峰值 8.0 mg·g^{-1};MDA 含量在 8 m·s^{-1}时达到峰值 9.4 nmol·g^{-1};上表皮气孔密度在 5 m·s^{-1}时达到峰值 3 986 个·mm^{-2},下表皮气孔密度在 12 m·s^{-1}时达到峰值 4 581 个·mm^{-2}。研究表明,黑果枸杞对风沙胁迫的生理响应特征具有明显的风速和胁迫时间依赖性,植物通过动态调节光合生理、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和气孔指标等生理过程,以适应不同强度和持续时间的风沙胁迫。

关键词:黑果枸杞;风沙胁迫;光合生理;抗氧化酶;相对含水量;西北地区

中图分类号:S567;S151.9 **文献标志码**:A

Analysis of physiological response characteristics of *Lycium ruthenicum* to wind-sand stress

HAN Dongchen[1], CHEN Wei[2], NIU Xinyue[2]

(1. *Department of Life Sciences, Linfen Vocational and Technical College, Linfen, Shanxi* 041000, *China*;
2. *College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Taiyuan, Shanxi* 030031, *China*)

Abstract: In order to explore the physiological response characteristics of *Lycium ruthenicum* to wind-sand stress, *L. ruthenicum* seedlings from Qingtu Lake Area, Minqin, Gansu Province, were selected for the study. The stress of clean wind and wind-sand flow was simulated in the wind tunnel laboratory, and the photosynthetic physiological indicators, antioxidant enzyme activities, contents of osmotic regulatory substances, degree of membrane lipid peroxidation, and leaf stomatal indicators were determined. The results showed that under clean air stress, P_n, G_s, C_i, and T_r reach their peaks at 12 m·s^{-1}, which are 38.3 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 0.48 mol·m^{-2}·s^{-1}, 8.01 μmol·mol^{-1} and 8.2 mmol·m^{-2}·s^{-1}, respectively. The SOD activity reached a peak of 42.3 U·g^{-1} at 5 m·s^{-1}, and the POD activity reached a peak of 39.6 U·g^{-1}·min^{-1} at 15 m·s^{-1}. The CAT activity reached a peak of 9.1 U·g^{-1}·min^{-1} at 12 m·s^{-1} under clean air stress, the proline content reached a peak of 207 μg·g^{-1} at 12 m·s^{-1} under clean air stress, and the MDA content reached a peak of 7.6 nmol·g^{-1} at 12 m·s^{-1} under clean air stress.

收稿日期:2025-05-08 **修回日期**:2025-06-10

基金项目:国家自然科学基金项目(31701949);山西省中央引导发展专项(YDZJSX20231A052);山西省教育科学“十四五”规划资助项目(GH-221031)

作者简介:韩东辰(1988-),男,山西忻州人,讲师,主要从事植物生理与生态、园林植物栽培研究。E-mail:handchen1988@163.com

通信作者:陈伟(1985-),男,山东临沂人,教授,主要从事作物-病原微生物互作研究。E-mail:chenweide2007@126.com

The stomatal density of the upper epidermis reached a peak of 5 216 PCS · mm^{-2} at 5 m · s^{-1}, and that of the lower epidermis reached a peak of 3 368 PCS · mm^{-2} at 12 m · s^{-1}. Under the stress of wind-sand flow, P_n, G_s, C_i, and T_r increased with the increase of stress time and reached the peak at 24 minutes. They were 19.1 μmol · m^{-2} · s^{-1}, 0.95 mol · m^{-2} · s^{-1}, 16.3 μmol · mol^{-1}, and 17.7 mmol · m^{-2} · s^{-1}, respectively. The SOD activity reached a peak of 36.2 U · g^{-1} at 8 min. The POD activity reached a peak of 65.6 U · g^{-1} · min^{-1} at 12 m · s^{-1}. The CAT activity reached the peak of 10.8 U · g^{-1} · min^{-1} at 8 min. The proline content reached a peak of 231 μg · g^{-1} at 16 min. The content of soluble sugar reached a peak of 8.0 mg · g^{-1} at 12 m · s^{-1}. The MDA content reached a peak of 9.4 nmol · g^{-1} at 8 m · s^{-1}. The stomatal density of the upper epidermis reached a peak of 3 986 PCS · mm^{-2} at 5 m · s^{-1}, and that of the lower epidermis reached a peak of 4 581 PCS · mm^{-2} at 12 m · s^{-1}. The research results showed that the physiological response characteristics of *L. ruthenicum* to wind-sand stress are significantly dependent on wind speed and stress time. Plants adapt to wind-sand stress of different intensities and durations by dynamically regulating physiological processes such as photosynthetic physiology, antioxidant enzyme activity, osmotic regulatory substance content, and stomatal indicators.

Keywords: *Lycium ruthenicum*; wind-sand stress; photosynthetic physiology; antioxidant enzyme; relative water content; northwest region

干旱区生态系统中,风沙胁迫是制约植被生长与群落演替的关键环境因子之一[1]。黑果枸杞为茄科枸杞,属多年生多棘刺灌木,广泛分布于我国西北干旱半干旱区的荒漠、戈壁及盐碱化沙地,是该区域典型的防风固沙先锋物种与特色经济植物[2]。其根系发达、耐盐碱能力强,果实富含花青素、多糖等活性成分,兼具生态防护与药用开发价值。然而在强风频发、地表裸露的干旱生境中,黑果枸杞长期面临风蚀、沙埋及沙粒撞击等多重风沙胁迫,其生理代谢与生长发育受到显著影响[3]。风沙胁迫对植物的危害涵盖机械损伤、水分失衡、光合抑制及氧化损伤等多个层面。已有研究表明,持续风蚀会导致植物根系暴露、细根断裂,进而降低水分与养分吸收能力;沙粒高速撞击叶片可造成叶表角质层破坏,引发叶绿体结构损伤,抑制光合系统的电子传递效率;而沙埋胁迫则会改变根系微环境的通气性与温度,导致根系呼吸受阻及能量代谢紊乱[4-5]。在长期适应过程中,植物逐渐形成了形态结构调整(如叶片加厚、表皮蜡质层增厚)、渗透调节物质积累(如脯氨酸、可溶性糖)及抗氧化系统激活(如超氧化物歧化酶、过氧化物酶活性增强)等抗逆机制[6]。但现有研究多集中于单一胁迫因子(如风蚀或沙埋)对植物生理特性的影响,针对黑果枸杞在复合风沙胁迫(如风力侵蚀与沙粒磨蚀协同作用)下的生理响应规律,尤其是不同胁迫强度与持续时间对其细胞膜稳定性、光合机构功能及抗氧化防御系统的影响机制仍不明确[7-8]。

黑果枸杞的生存与繁衍直接关系到区域植被群落稳定性与生态防护效能,深入解析其对风沙胁迫的生理响应特征,不仅可为揭示荒漠植物抗逆适应机制提供理论依据,更能为干旱区退化生态系统修复、防风固沙植被配置及特色经济植物栽培提供技术支撑。基于此,本研究以黑果枸杞为对象,通过模拟不同风沙胁迫强度的控制试验,分析其叶片与根系在渗透调节、膜脂过氧化及抗氧化酶活性等方面的响应特征,以期明确黑果枸杞应对风沙胁迫的关键生理指标与适应策略,为该物种的生态应用与资源保护提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

研究于2024年3月选取甘肃民勤青土湖区黑果枸杞种苗作为试验材料,并在民勤治沙站大棚开展育苗工作。待幼苗在民勤治沙站大棚中生长到10 cm左右时,移栽至特制的花盆中,花盆规格30 cm×20 cm×25 cm、具有良好透气性的陶土盆,每盆定苗8株,盆内装填经高温灭菌、充分混合均匀的土壤基质。该基质按照野外原生土壤的质地、养分含量等特性进行人工配制,主要成分为沙壤土、腐熟羊粪,质量比为5∶1,并添加适量的蛭石以改善土壤通气性与保水性。为保证试验起始材料的均一性,试验材料选取过程中进行了严格筛选:优先选择生长健壮、无明显病虫害的植株,同时确保其株高(约25 cm)、茎粗等主要形态指标相对一致。最终选取符合上述标准且整体长势较好的植株作为试验材料,于2024年7月正式开展风沙胁迫模拟试验。净风胁迫试验在7月10日进行,风沙流胁迫试验在7月12日进行。在净风胁迫和风沙流胁迫试

验中,每次使用 3 盆黑果枸杞,每盆 8 株植株。每个处理均设置 3 次生物学重复。

1.2　试验设计

甘肃省武威市治沙研究所的风沙环境风洞实验室的风洞属直流下吹式,其轴线风速具备在 4~30 $m \cdot s^{-1}$区间连续调节的能力,试验段长度为 16 m。研究在此风洞实验室开展针对黑果枸杞的风沙流模拟试验,期间依据土壤湿度计实时监测盆内土壤湿度,确保各盆栽土壤湿度维持在 30%的相对含水量;一旦湿度低于设定范围,便通过定量浇水的方式进行补充,以此保证各处理组植株生长过程中的水分供应一致性。净风胁迫试验和风沙流胁迫试验均在该实验室中开展,实验室配备先进的温控系统,能够将试验过程中的温度稳定控制在(25±2)℃。挑选植株从上往下数第 3~4 片完全展开且健康的叶片作为测定对象,这部分叶片的叶龄、受光条件及叶面积较为一致,可有效降低叶面积差异等因素对光合生理指标测定的干扰。风沙试验设置示意图如图 1 所示。

净风胁迫试验:共设置 5 个风速梯度,分别为 0(对照)、5、8、12、15 $m \cdot s^{-1}$,每个风速条件下对黑果枸杞的吹袭胁迫时间均固定为 20 min。

风沙流胁迫试验:选用来自腾格里沙漠的沙,在试验区域铺设厚度为 10~15 cm,以此模拟自然风沙环境基底。选择 12 $m \cdot s^{-1}$风速是因为净风胁迫试验显示该风速下黑果枸杞净光合速率达到峰值,为较适宜的中等强度胁迫;此风速还可使沙粒形成稳定风沙流,模拟自然沙粒撞击磨损,便于对比分析不同胁迫类型影响。设置 4 个不同吹袭时长梯度,分别为 0(对照)、8、16、24 min,对黑果枸杞进行吹袭处理。

1.3　样本指标测定

1.3.1　光合生理指标测定　采用 LI-6400XT 型便携式光合仪,在每个处理结束后的第 2 天 8∶00—10∶00 测定黑果枸杞叶片的瞬时净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2浓度(C_i)以及蒸腾速率(T_r)。测定时光照强度设定为 1 200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,温度控制在(25±2)℃,相对湿度维持在 40%~60%,选取植株从上往下数第 3~4 片完全展开且健康的叶片作为测定对象,每次测定 1 片,每处理重复测定 5 次,取平均值以确保数据准确性[9]。

1.3.2　抗氧化酶活性测定　超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法测定。称取 0.5 g 黑果枸杞叶片,加入预冷的 pH 为 7.8 的磷酸缓冲液,在冰浴下研磨成匀浆,经 10 000 $r \cdot min^{-1}$冷冻离心 20 min 后取上清液。在反应体系中加入相应试剂,于 560 nm 波长处测定吸光度,依据标准曲线计算 SOD 活性,以 $U \cdot g^{-1}$(单位鲜重酶活力单位)表示。每次测定 1 片,每处理重复测定 5 次并取平均值过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法,以 0.1 $mol \cdot L^{-1}$的 pH 为 6.0 磷酸缓冲液提取叶片酶液,在含有愈创木酚与过氧化氢的反应混合液中加入酶液启动反应,利用分光光度计在 470 nm 波长下,通过监测反应体系在 2 min 内的吸光度变化值,根据每分钟吸光度变化值计算 POD 活性,单位为 $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$。

过氧化氢酶(CAT)活性通过紫外分光光度法测定,用 0.05 $mol \cdot L^{-1}$的 pH 为 7.0 的磷酸缓冲液提取酶液,在过氧化氢底物溶液中添加酶液后,于 240 nm 波长处测定吸光度随时间的衰减,依据消光系数计算 CAT 活性,单位为 $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$[10]。

1.3.3　渗透调节物质含量测定　脯氨酸含量采用茚三酮比色法测定,将黑果枸杞叶片用 3%磺基水杨酸研磨提取,提取液与茚三酮试剂共热显色后,在 520 nm 波长测定吸光度,依据标准曲线算出脯氨酸含量,单位为 $\mu g \cdot g^{-1}$[11]。

可溶性糖含量运用蒽酮比色法,以 80%乙醇提取叶片可溶性糖,提取物与蒽酮试剂反应后,在 625 nm 波长下测定吸光度,根据标准曲线换算出可溶性糖含量,单位为 $mg \cdot g^{-1}$[12]。

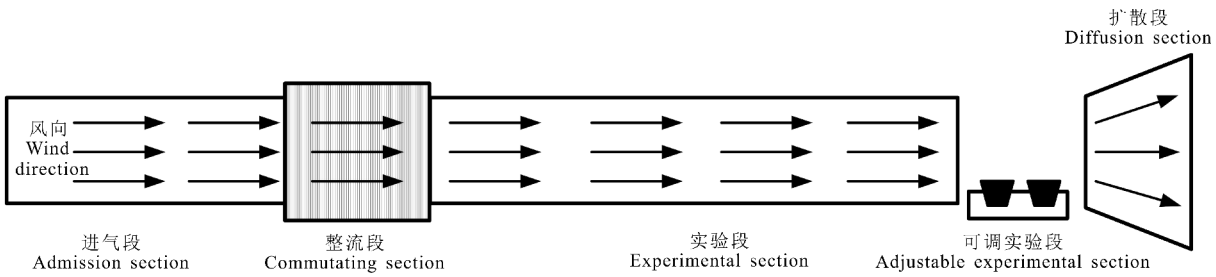


图 1　风沙实验设置的示意图

Fig.1　Schematic diagram of the wind-blown sand experiment setup

1.3.4 膜脂过氧化指标测定 丙二醛(MDA)含量作为衡量膜脂过氧化程度的关键指标,通过硫代巴比妥酸法测定。将叶片匀浆后经离心取上清,与硫代巴比妥酸试剂混合沸水浴加热,冷却后在 532 nm 和 600 nm 波长处测定吸光度,进而计算 MDA 含量,以 nmol·g^{-1}表示。

1.3.5 叶片气孔指标测定 在不同风速与胁迫时长处理后,使用徕卡 DM2500 生物显微镜(徕卡显微系统,中国)对叶片样本进行观测。气孔密度测定需在显微镜特定视野下计数气孔数量,并结合视野面积,计算得出单位面积内的气孔个数。

1.4 数据分析

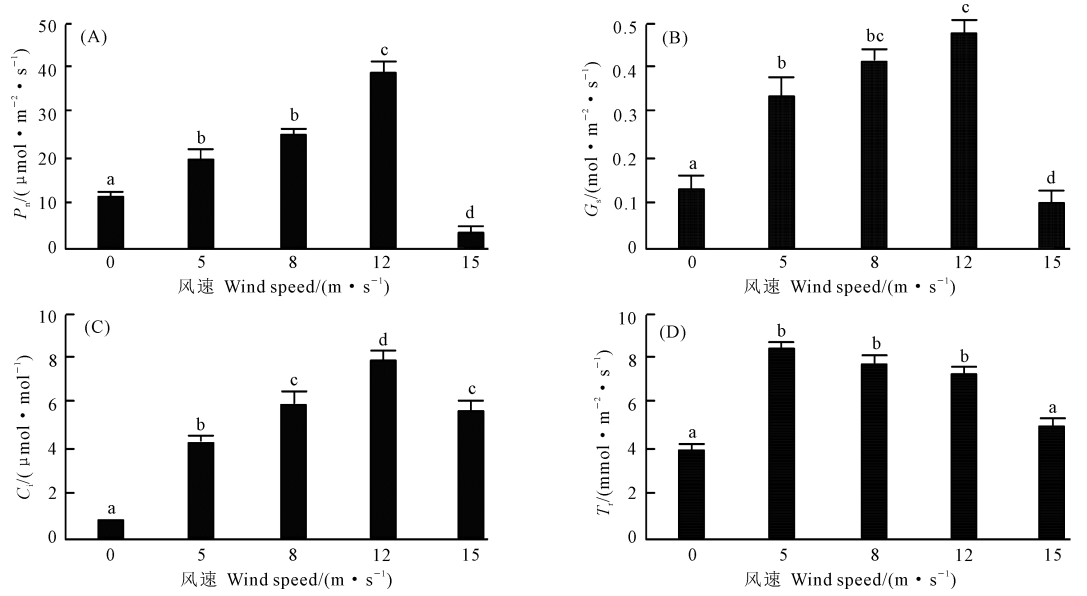
数据采用 Excel 2022 软件进行初步整理与图表绘制,运用 SPSS 26.0 统计分析软件对不同处理组间数据进行显著性差异分析。针对各生理指标数据,首先进行正态性检验与方差齐性检验,符合正态分布且方差齐性的数据,采用单因素方差分析并结合邓肯氏新复极差法进行多重比较,判断不同风速梯度和胁迫时长下各指标差异是否显著($P<0.05$);对于不符合正态分布或方差不齐的数据,则采用非参数检验方法 Kruskal-Wallis 检验进行分析[13-14]。

2 结果与分析

2.1 不同风速和风沙流时长对光合生理指标的影响

净风对光合指标的影响如图 2 所示,随风速增加,4 项指标均呈先升高后降低趋势,反映出植物气体交换与水分调节过程存在最优风速阈值。P_n 与 G_s 均在风速 12 m·s^{-1}时达到峰值,分别为 38.3 μmol·m^{-2}·s^{-1}和 0.48 mol·m^{-2}·s^{-1}。C_i 在 12 m·s^{-1}时最高,为 8.01 μmol·mol^{-1}。T_r 在 5 m·s^{-1}时达到最大值,为 8.2 mmol·m^{-2}·s^{-1}。整体来看,12 m·s^{-1}左右风速对光合与气孔导度的促进作用最显著,而蒸腾作用的敏感风速较低,体现植物通过差异化调节气孔行为与生理过程以适应风速变化的策略。

风沙流时长对光合指标的影响如图 3 所示,随着风沙流胁迫时间的增加,P_n、G_s、C_i 和 T_r 整体呈现上升趋势。24 min 组别中,P_n、G_s、C_i 和 T_r 均高于其余组别,分别为 19.1 μmol·m^{-2}·s^{-1}、0.95 mol·m^{-2}·s^{-1}、16.3 μmol·mol^{-1}和 17.7 mmol·m^{-2}·s^{-1}。反映了黑果枸杞在风沙流复合胁迫(沙粒撞击与气流作用协同)下的主动适应策略。具体来看,G_s 的持续升高表明叶片气孔开放程度随胁迫时间增加而增强,这为 C_i 的提升提供了物质基础,而充足的 CO_2供应直接促进了 P_n 的提高,体现了气孔调节对光合碳同化的驱动作用。同时,T_r 的同步上升与气孔开放程度增加一致,这可能是植物通过增强蒸腾作用降低叶片温度、减少沙粒撞击导致的过热损伤,或通过水分流动促进矿质元素运输以维持生理代谢的适应性响应。在 24 min 胁迫时长内,未出现光合指标的下降趋势,说明此范围内黑果枸杞的光合机构未受不可逆损伤,其通过动态调整气孔行为实现了对风沙流胁迫的有效代偿。



注:不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

图 2 不同风速对 P_n、G_s、C_i 和 T_r 的影响

Fig.2 Effects of wind speed on P_n, G_s, C_i, and T_r

2.2　不同风速和风沙流时长对抗氧化酶活性的影响

不同风速和风沙流时长下 SOD 活性变化如图 4 所示。随净风速增加,SOD 活性呈先升后降趋势,5 m·s^{-1}组达到峰值 42.3 U·g^{-1},显著高于对照组(P<0.05),表明适度风速可增强抗氧化酶活性;风沙流处理中,8 min 组 SOD 活性最高为 36.2 U·g^{-1},显著高于 16 min 和 24 min 组(P<0.05),反映了短期胁迫激发防御响应,长期作用可能导致酶活性衰减。SOD 活性的动态变化揭示了黑果枸杞抗氧化防御系统对风沙胁迫的精准调控。净风条件下随强度梯度呈现的适应性波动体现了适度胁迫对防御激活的促进与过强胁迫对系统功能的限制;风沙流中短期高峰与长期衰减的差异则反映了植物对胁迫时长的权衡,通过即时响应与能量分配调整维持氧化平衡。这种时空调节模式是其适应复杂风沙环境的重要生理策略。

不同风速和风沙流时长下 POD 活性变化如图 5 所示。在风速梯度下,POD 活性随胁迫强度变化呈波动趋势:净风胁迫下 15 m·s^{-1}组活性最强,达到 39.6 U·g^{-1}·min^{-1},而风沙流胁迫下峰值出现在 12 m·s^{-1}组,反映出不同胁迫类型中抗氧化酶的最优响应阈值存在差异。胁迫时长方面,两类处理下 POD 活性均在 8 min 时达到峰值,分别为 63.8 U·g^{-1}·min^{-1}和 65.6 U·g^{-1}·min^{-1},显著高于其他时长组(P<0.05),随后随处理时间延长而下降。这表明短期胁迫可快速激活 POD 介导的氧化防御系统,而长期胁迫可能导致酶促反应效率降低或防御机制

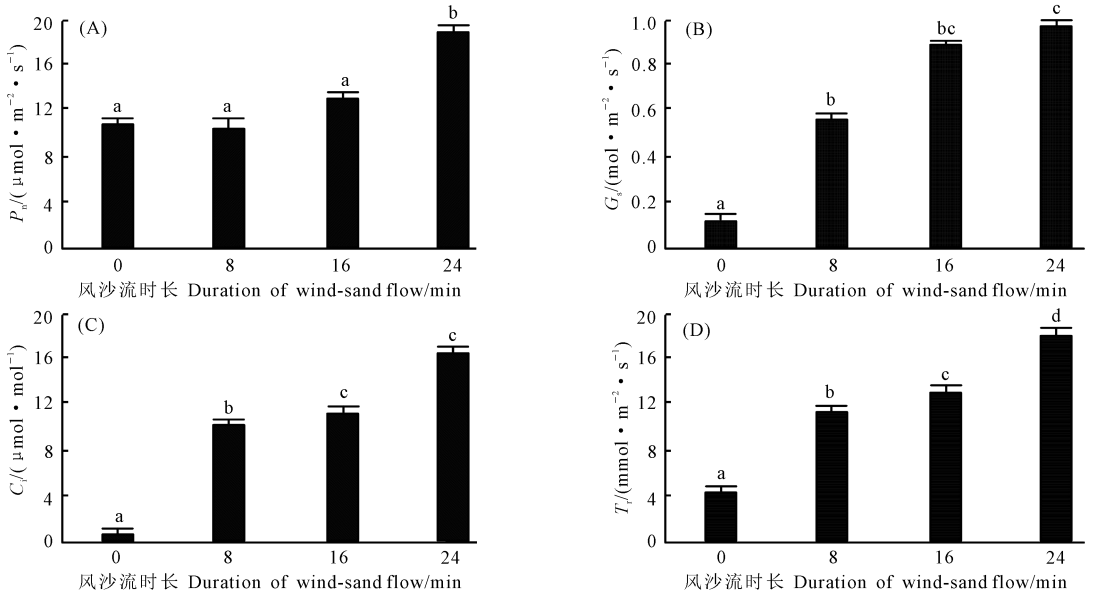
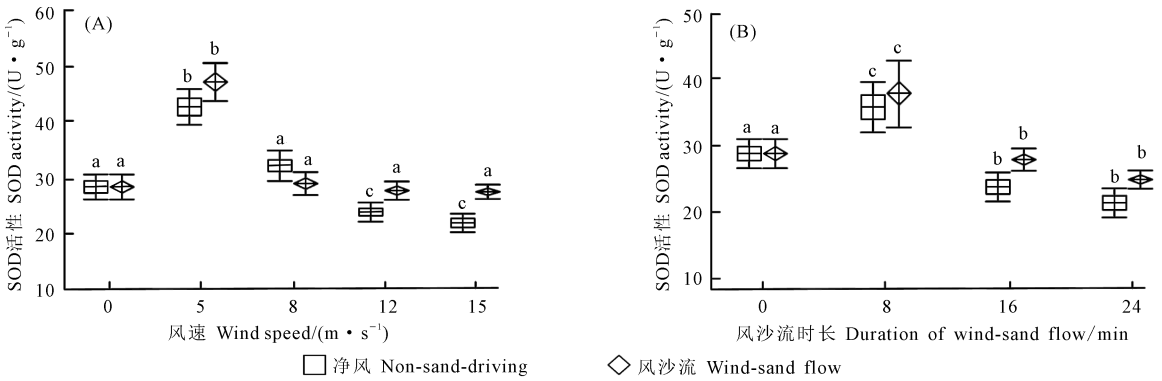


图 3　不同风沙流时长对 P_n、G_s、C_i 和 T_r 的影响

Fig.3　Effects of wind and sand flow on P_n, G_s, C_i, and T_r



注:不同小写字母表示同一胁迫不同风速差异显著(P<0.05),下同。

Note:Different lowercase letters indicate significant differences in wind speed under the same stress (P<0.05). The same below.

图 4　不同风速和风沙流时长下 SOD 活性变化

Fig.4　Changes in SOD activity under different wind speeds and sand flow durations

过载。整体来看,POD 活性的“峰值偏移”与“时效衰减”特征,体现植物在不同强度、持续时间的胁迫下,通过动态调节抗氧化酶活性维持氧化还原平衡的适应性策略,其中短期中等强度胁迫的诱导效应最为显著。

不同风速和风沙流时长下 CAT 活性变化如图 6 所示。风速梯度中,12 m·s^{-1}时两类胁迫的 CAT 活性均达到峰值,分别为 9.1 U·g^{-1}·min^{-1}和 8.5 U·g^{-1}·min^{-1},反映出中等风速对酶活性的诱导效应最强。胁迫时长方面,净风胁迫下 CAT 活性在 16 min 时最高,为 9.0 U·g^{-1}·min^{-1},显著优于其他组($P<0.05$),而风沙流胁迫峰值 10.8 U·g^{-1}·min^{-1}出现在 8 min($P<0.05$),显示出不同胁迫类型的最优响应时间存在差异。结果表明,植物通过动态调节 CAT 活性适应环境胁迫,短期中等强度胁迫可有效激活抗氧化防御,过长胁迫时间可能导致酶促反应效率下降。

2.3 不同风速和风沙流时长下渗透调节物质积累情况

不同风速和风沙流时长下脯氨酸含量变化如图 7 所示。12 m·s^{-1}时两类胁迫的脯氨酸含量达到峰值,分别为 207 μg·g^{-1}和 245 μg·g^{-1},显著高于

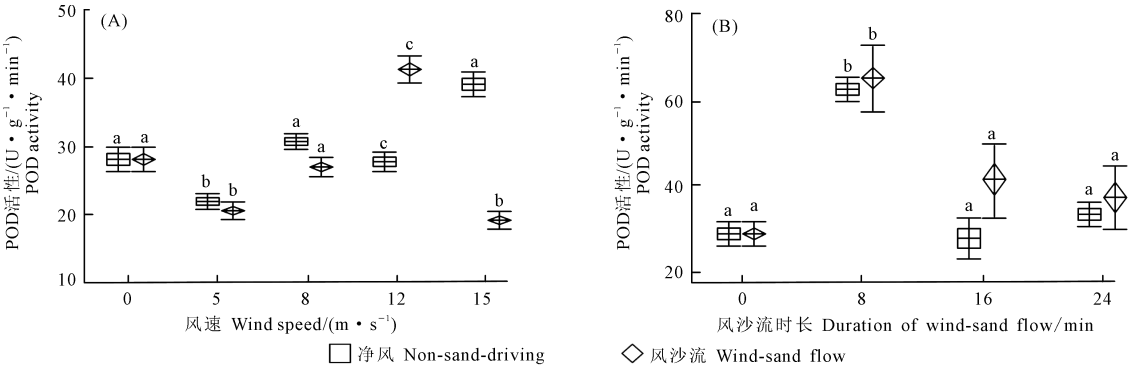


图 5 不同风速和风沙流时长下 POD 活性变化

Fig.5 Changes in POD activity under different wind speeds and sand flow durations

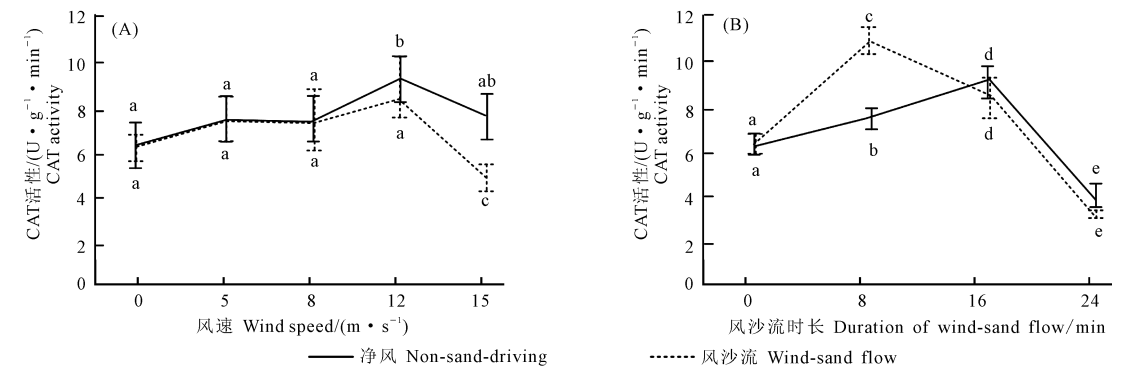


图 6 不同风速和风沙流时长下 CAT 活性变化

Fig.6 Changes in CAT activity under different wind speeds and sand flow durations

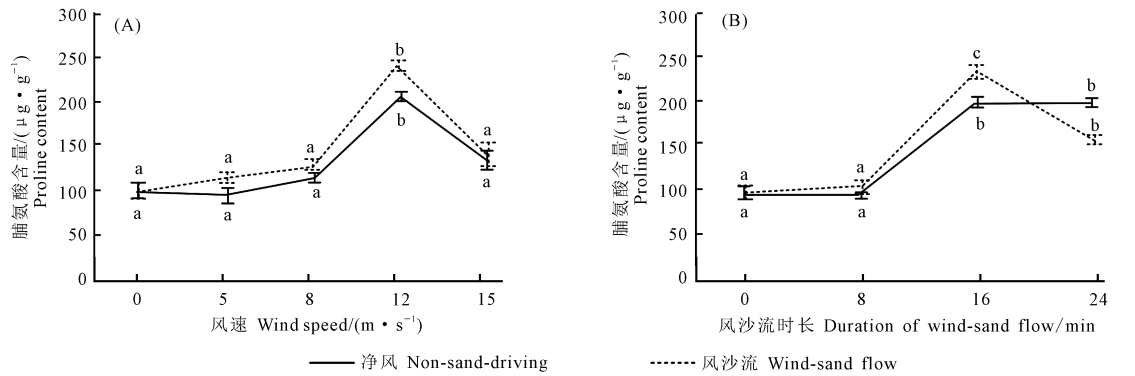


图 7 不同风速和风沙流时长下脯氨酸含量变化

Fig.7 Change in proline content under different wind speeds and sand flow durations

其他风速组($P<0.05$),表明中等风速可有效诱导渗透调节物质积累以抵御胁迫。16 min 时净风与风沙流处理的脯氨酸含量均为最高,分别为 199 μg·g^{-1}和 231 μg·g^{-1},显著高于对照及其他时长组($P<0.05$),反映出短期胁迫可激活脯氨酸合成通路,长期胁迫则可能导致调节机制饱和或细胞损伤。脯氨酸的"峰值响应"体现了植物通过动态调控渗透调节物质适应不同强度环境胁迫的策略,中等强度短期胁迫下的积累效应最有利于维持细胞渗透压平衡。

可溶性糖含量变化如图 8 所示。净风胁迫组可溶性糖含量无显著差异($P>0.05$),而风沙流 12 m·s^{-1}组含量最高,为 8.0 mg·g^{-1},显著高于对照组($P<0.05$),表明其对风沙胁迫的响应更敏感。净风 8 min 组含量(6.4 mg·g^{-1})显著高于 24 min 组(4.2 mg·g^{-1}),风沙流 24 min 组(7.8 mg·g^{-1})显著高于对照组(5.1 mg·g^{-1}),反映出净风短期胁迫可能激发瞬时积累,而风沙流长期胁迫需维持较高水平以调节渗透压。

2.4　不同风速和风沙流时长对膜脂过氧化程度的影响

MDA 含量变化如图 9 所示。净风胁迫中,12 m·s^{-1}时达到峰值 7.6 nmol·g^{-1},显著高于对照组($P<0.05$),反映出中等风速可能引发氧化应激突破阈值;风沙流胁迫下,8 m·s^{-1}时最高,为 9.4 nmol·g^{-1},显示较低风速即可诱导膜脂过氧化加剧,与风沙流的机械损伤协同作用相关。胁迫时长方面,两类处理的 MDA 含量均随时间延长持续上升,净风和风沙流 24 min 组最高,分别为 7.8 nmol·g^{-1}和7.9 nmol·g^{-1},表明长期胁迫导致氧化损伤渐进积累,抗氧化系统防御能力随胁迫持续而衰减。MDA 含量的"风速阈值响应"与"时间累积效应"揭示了不同胁迫类型下膜脂过氧化的启动强度与损伤进程差异,中等强度短期胁迫可能触发保护性反应,而长期胁迫则加剧细胞氧化损伤。

2.5　不同风速和风沙流时长对叶片气孔指标的影响

不同风速下叶片气孔指标统计情况如表 1 所示。在净风条件下,叶片上表皮气孔密度在风速为 5 m·s^{-1}时最高,达 5 216 个·mm^{-2};下表皮气孔密度在风速 12 m·s^{-1}时为 3 368 个·mm^{-2}。在风沙流条件下,上表皮气孔密度在风速 5 m·s^{-1}时为 3 986个·mm^{-2},下表皮气孔密度在风速 12 m·s^{-1}时达到 4 581 个·mm^{-2}。

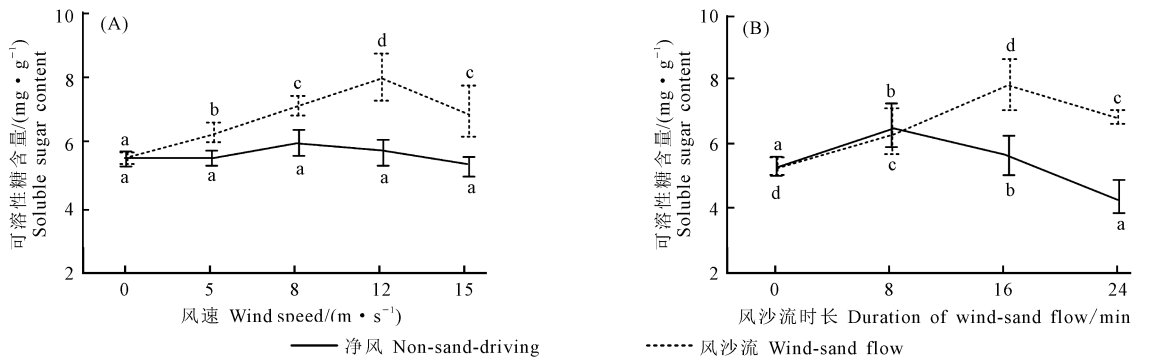


图 8　不同风速和风沙流时长下可溶性糖含量变化

Fig.8　Changes in soluble sugar content under different wind speeds and sand flow durations

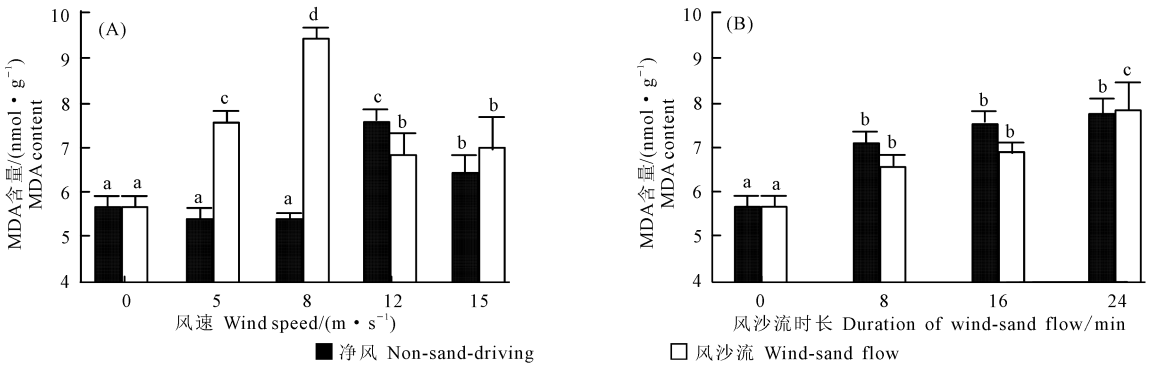


图 9　不同风速和风沙流时长下 MDA 含量变化

Fig.9　Changes in MDA content under different wind speeds and sand flow durations

不同胁迫时间下气孔指标统计情况如表2所示。净风胁迫下,叶片上表皮气孔密度在8 min时达到3 357个·mm^{-2},为该条件下的较高值;下表皮气孔密度在8 min时为4 390个·mm^{-2}。风沙流胁迫下,上表皮气孔密度在8 min时为3 879个·mm^{-2},下表皮气孔密度在16 min时达到3 817个·mm^{-2}。

试验期间及试验后黑果枸杞植株的状态相对稳定。在模拟风沙胁迫处理过程中,所有黑果枸杞植株均未出现严重萎蔫、落叶或死亡现象,处理后次日仍保持正常生理活动,确保了光合、抗氧化酶等指标测定的有效性。试验结束后,对照组与各处理组植株均继续存活,未观察到不可逆损伤,表明其在模拟风沙胁迫条件下具有较强的耐受性和恢复能力。

表1 不同风速下叶片气孔指标统计情况

Table 1 Statistics of stomata indexes in leaves at different wind speeds

胁迫类型 Type	风速 Wind speed /(m·s^{-1})	上表皮气孔密度 /(个·mm^{-2}) Epicuticle stomatal density /(PCS·mm^{-2})	下表皮气孔密度 /(个·mm^{-2}) Hypocuticle stomatal density /(PCS·mm^{-2})
净风 Non-sand-driving	0	2879	2713
	5	5216	2916
	8	3627	1875
	12	3076	3368
	15	2468	2287
风沙流 Wind-sand flow	0	2879	2713
	5	3986	4128
	8	2854	968
	12	3721	4581
	15	2817	3178

表2 不同胁迫时间下气孔指标统计情况

Table 2 Statistics of stomatal indexes under different stress times

胁迫类型 Type	时间 Time/min	上表皮气孔密度 /(个·mm^{-2}) Epicuticle stomatal density /(PCS·mm^{-2})	下表皮气孔密度 /(个·mm^{-2}) Hypocuticle stomatal density /(PCS·mm^{-2})
净风 Non-sand-driving	0	2879	2713
	8	3357	4390
	16	3216	3368
	24	3175	3187
风沙流 Wind-sand flow	0	2879	2713
	8	3879	2684
	16	3751	3817
	24	3281	3159

3 讨 论

本研究通过模拟净风与风沙流胁迫揭示了黑果枸杞对风沙环境的适应性调节机制。在光合生理层面,净风胁迫下P_n、G_s等指标呈先升后降趋势,12 m·s^{-1}风速为促进气体交换的最优阈值,这与适度风速加速叶片边界层更新、提升CO_2供应效率直接相关[15-16];而风沙流胁迫中,尽管沙粒撞击造成叶片机械损伤,P_n、G_s仍随胁迫时间延长持续上升,反映了黑果枸杞通过增强气孔开放或光合机构代偿机制应对复合胁迫的主动适应[17-18]。T_r在低风速下即达到峰值,体现其水分调节策略对风速变化的敏感性,是维持气孔功能与防止过度失水的权衡结果[19-20]。

抗氧化酶系统的响应呈现显著的"胁迫强度-时间"依赖性。短期轻度胁迫可快速激活自由基清除机制,但长期胁迫下酶活性衰减,这与活性氧(ROS)过度积累导致的酶结构损伤或能量代谢失衡密切相关[21-23]。POD与CAT在不同胁迫类型中表现出特异性阈值差异,反映出酶促防御路径对机械损伤(风沙流)与纯气流胁迫(净风)的功能优先级分化,而这种动态调节依赖抗氧化酶的协同作用与功能分工,实现对复杂胁迫的精细化响应[24-26]。

渗透调节物质的积累呈现胁迫强度依赖性的非线性特征。脯氨酸在中等胁迫强度下积累最显著,其作为相容性溶质与ROS清除剂的双重功能是渗透保护的核心机制[27]。可溶性糖在风沙流长期胁迫中维持高积累,既作为能量储备应对光合效率波动,又发挥细胞膜保护作用;而净风胁迫下其含量无显著变化,表明纯气流胁迫的渗透调节需求较低,凸显风沙流复合胁迫对植物生理的更强干扰[28]。风沙流胁迫下MDA在低风速即显著升高,与沙粒撞击导致的细胞膜物理损伤协同加剧脂质过氧化。气孔密度的"风速依赖性两极分化"则是植物通过调整分布(如减少上表皮暴露)平衡气体交换与机械防护的关键策略。

4 结 论

(1)光合生理适应性:黑果枸杞对净风胁迫存在显著"适度风速促进效应",12 m·s^{-1}风速下P_n、G_s和C_i达最优水平,体现了适度风速对气体交换的促进作用;T_r在低风速下即达到峰值,反映出水分调节对风速变化的敏感性。风沙流胁迫中,光合

指标随时间延长持续上升,24 min 时达到最高值,表明其通过增强气孔功能形成应对沙粒机械损伤的代偿机制。

(2)抗氧化防御策略:抗氧化酶活性呈现“短期激活-长期抑制”的动态模式,不同酶对胁迫强度和类型存在响应阈值差异。净风胁迫下 SOD 在轻度风速下活性最高,风沙流中 SOD 短期(8 min)激活效应显著;POD 和 CAT 则在短期中等强度胁迫(净风 12 m·s^{-1}、风沙流 8 min)下活性最强,长期胁迫(≥16 min)则因氧化损伤累积导致酶活性下降。

(3)渗透调节机制:渗透调节物质积累具有胁迫依赖性特征。脯氨酸在中等强度胁迫下积累最显著,发挥渗透保护与 ROS 清除双重作用;可溶性糖对风沙流胁迫响应更敏感,长期胁迫中维持高积累以稳定细胞渗透压,而净风胁迫下其含量无显著变化,体现了二者对不同胁迫类型的特异性调控。

(4)膜脂过氧化与气孔响应:中等强度风速触发膜脂过氧化阈值,风沙流因沙粒机械损伤在较低风速下即加剧脂质过氧化;长期胁迫下 MDA 持续升高,反映了抗氧化防御能力衰减。气孔密度随风速和时间呈现特异性分布调整,通过减少上表皮暴露和优化下表皮开放等策略,实现机械防护与气体交换的动态平衡。

综上,黑果枸杞通过光合功能优化、抗氧化系统激活、渗透物质积累及气孔行为调整的协同机制,形成对风沙胁迫的分级响应策略:短期中等强度胁迫诱导积极防御,长期高强度胁迫则导致氧化损伤累积。该研究为干旱区风沙生境中黑果枸杞的生态适应性评价及抗逆品种筛选提供了理论支撑。

参 考 文 献:

[1] 刘硕, 樊仙, 李如丹, 等. 4 个甘蔗主栽品种对干旱胁迫的生理响应[J]. 热带作物学报, 2022, 43(9): 1812-1823.
LIU S, FAN X, LI R D, et al. Physiological responses of four major sugarcane cultivars to drought stress[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(9): 1812-1823.

[2] 朱广龙, 武启迪, 钱寅森, 等. 盐分胁迫对高粱生长与生理特征的影响及耐盐调控机理研究进展[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(14): 49-57.
ZHU G L, WU Q D, QIAN Y S, et al. Research progress on the effects of salt stress on the growth and physiological characteristics of sorghum and the regulatory mechanism of salt tolerance[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(14): 49-57.

[3] 谢启光, 徐小冬. 植物生物钟在农业生产中应对全球变暖的应用[J]. 植物学报, 2024, 59(4): 635-650.
XIE Q G, XU X D. Plant circadian clock in agricultural production in response to global warming[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2024, 59(4): 635-650.

[4] 高敏, 缑倩倩, 王国华, 等. 低温胁迫对不同母树年龄柠条锦鸡儿种子萌发幼苗生理和生长的影响[J]. 植物生态学报, 2024, 48(2): 201-214.
GAO M, GOU Q Q, WANG G H, et al. Effects of low temperature stress on the physiology and growth of *Caragana korshinskii* seedlings from different mother tree ages[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(2): 201-214.

[5] KHAN Z, THOUNAOJAM T C, CHOWDHURY D, et al. The role of selenium and nano selenium on physiological responses in plant: a review[J]. Plant Growth Regulation, 2023, 100(2): 409-433.

[6] 薛荻潇, 王飞, 姜生秀, 等. 风沙流胁迫对荒漠植物白刺光合作用的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2022, 36(12): 158-162.
XUE D X, WANG F, JIANG S X, et al. Effect of wind-sand flow on photosynthesis of *Nitraria tangutorum*[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2022, 36(12): 158-162.

[7] DU B G, FRANZISKY B L, MUHAMMAD W, et al. How to cope with stress in the desert—the date palm approach[J]. Plant, Cell & Environment, 2025, 48(1): 768-780.

[8] 周璇, 贾志鹏, 王娟, 等. 肋果沙棘幼苗抗氧化酶系统及总黄酮对 UV-B 辐射增强的响应[J]. 广西植物, 2020, 40(11): 1595-1601.
ZHOU X, JIA Z P, WANG J, et al. Response of antioxidant enzyme system and total flavonoid of woody plant *Hippophae neurocarpa* seedlings to enhanced UV-B radiation[J]. Guihaia, 2020, 40(11): 1595-1601.

[9] 张得芳, 于倩, 史文君. 不同浓度盐胁迫下枸杞实时荧光定量 PCR 内参基因的筛选[J]. 沈阳农业大学学报, 2022, 53(5): 581-589.
ZHANG D F, YU Q, SHI W J. Screening of reference genes in qRT-PCR analysis of *Lycium* under different concentrations of salt stress[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2022, 53(5): 581-589.

[10] 王昱姝, 李金华, 曹逼力. 外源硅对干旱胁迫下番茄激素和光合作用的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2024, 55(5): 652-659.
WANG Y S, LI J H, CAO B L. Exogenous silicon on hormones and photosynthesis of tomato under drought stress[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2024, 55(5): 652-659.

[11] 裴书瑶, 曹红霞, 张泽宇, 等. 盆栽番茄对 NaCl 和 Na_2SO_4 微咸水灌溉的生理响应[J]. 中国农业科学, 2024, 57(3): 570-583.
PEI S Y, CAO H X, ZHANG Z Y, et al. Physiological response of potted tomatoes to NaCl and Na_2SO_4 brackish water irrigation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2024, 57(3): 570-583.

[12] MOHAMMADI ALAGOZ S, HADI H, TOORCHI M, et al. Morpho-physiological responses and growth indices of triticale to drought and salt stresses[J]. Scientific Reports, 2023, 13(1): 8896.

[13] 孙丽娟, 李世民, 郭焕仙, 等. 树番茄幼苗生长与氮磷钾化学计量特征对光照、肥料的响应[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(8): 1793-1804.

SUN L J, LI S M, GUO H X, et al. Growth and N,P,K stoichiometric characteristics of *Cyphomandra betacea* seedlings in response to light and fertilizer[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2023, 35(8): 1793-1804.

[14] LI W T, PACHECO-LABRADOR J, MIGLIAVACCA M, et al. Widespread and complex drought effects on vegetation physiology inferred from space[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 4640.

[15] 余智城, 林秀香, 林秋金, 等. 11个柠檬砧木种质对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价[J]. 中国南方果树, 2024, 53(5): 18-23.
YU Z C, LIN X X, LIN Q J, et al. Physiological responses of eleven lemon rootstock germplasms to waterlogging stress and their waterlogging tolerance evaluation[J]. South China Fruits, 2024, 53(5): 18-23.

[16] 吉泽, 李俊逸, 姚遥, 等. 1株马铃薯内生Bt菌株的鉴定及其对干旱胁迫的缓解作用[J]. 南方农业学报, 2022, 53(12): 3389-3399.
JI Z, LI J Y, YAO Y, et al. Identification of an endophytic Bt strain from potato and its alleviation to drought stress[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(12): 3389-3399.

[17] 李啸云, 吕春娜, 王舰, 等. 干旱胁迫下马铃薯的生理响应及相关性分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(24): 50-59.
LI X Y, LV C N, WANG J, et al. Physiological responses and correlation analysis of potato under drought stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(24): 50-59.

[18] 郑太波, 张一宁, 李红兵, 等. 马铃薯块茎膨大期叶片响应干旱与复水的转录组分析[J]. 西北农业学报, 2024, 33(8): 1448-1461.
ZHENG T B, ZHANG Y N, LI H B, et al. Transcriptome analysis of leaf response to drought and rehydration in potato tuber during bulking stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2024, 33(8): 1448-1461.

[19] 包佳林, 李有涵, 李凯峰, 等. 马铃薯/番茄嫁接对苗期干旱胁迫的光合生理响应[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2024, 39(4): 9-14.
BAO J L, LI Y H, LI K F, et al. Photosynthetic physiological response of potato/tomato grafting under seedling stage drought stress[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2024, 39(4): 9-14.

[20] 李欣, 艾丽皎, 王欢, 等. 新疆鼠尾草和丹参对高温干旱胁迫的生理响应[J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(4): 21-29.
LI X, AI L J, WANG H, et al. Physiological responses of *Salvia deserta* and *S. miltiorrhiza* to high temperature and drought stress[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2024, 33(4): 21-29.

[21] 张建鹏. 盐胁迫下不同辣椒品种的耐盐性差异及生理生化指标响应[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(16): 127-133.
ZHANG J P. Differences in salt tolerance and responses of physiological and biochemical indices of different pepper varieties under salt stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(16): 127-133.

[22] GAO Y L, QI G P, MA Y L, et al. Regulation effects of water and nitrogen on yield, water, and nitrogen use efficiency of wolfberry[J]. Journal of Arid Land, 2024, 16(1): 29-45.

[23] 张思懿, 崔博文, 王佳玲, 等. 非生物胁迫下植物根系的生理与分子响应研究进展[J]. 浙江农业学报, 2024, 36(10): 2391-2401.
ZHANG S Y, CUI B W, WANG J L, et al. Research progress on physiological and molecular responses of plant roots under abiotic stress[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2024, 36(10): 2391-2401.

[24] 冯潇, 田玲, 尹群, 等. 3种玉兰幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9): 57-67.
FENG X, TIAN L, YIN Q, et al. Response of growth and physiological characteristics of three *Magnolia* spp. seedlings to drought stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 57-67.

[25] 雷虎, 江晓东, 张建取. 高温高湿环境下调亏灌溉对番茄叶片光合和衰老特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(3): 58-63.
LEI H, JIANG X D, ZHANG J Q. Effects of regulated deficit irrigation on photosynthetic and senescence characteristics of tomato leaves under high temperature and high relative humidity environment in summer[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2023, 36(3): 58-63.

[26] 黄雪玲, 李进, 刘淑兰, 等. 盐胁迫下黑果枸杞幼苗对外源独脚金内酯的生理响应[J]. 草地学报, 2023, 31(10): 3007-3017.
HUANG X L, LI J, LIU S L, et al. Physiological response of the seedlings of *Lycium ruthenicum* Murr. to exogenous strigolactone under salt stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(10): 3007-3017.

[27] 党绪, 马瑞, 魏林源, 等. 净风和风沙流对黑果枸杞叶片膜透性和膜保护系统的影响[J]. 草业科学, 2022, 39(4): 740-746.
DANG X, MA R, WEI L Y, et al. Effects of net-wind and wind-sand flow on membrane permeability and membrane protection system of *Lycium ruthenicum* seedlings[J]. Pratacultural Science, 2022, 39(4): 740-746.

[28] 马永慧, 李永洁, 李进. NaCl与干旱双重胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应[J]. 广西植物, 2022, 42(4): 668-675.
MA Y H, LI Y J, LI J. Physiological responses of *Lycium ruthenicum* seedlings on exogenous salicylic acid under salt-drought mixed stress[J]. Guihaia, 2022, 42(4): 668-675.