

干旱胁迫下大齿牛果藤光合生理参数与抗氧化防御的动态响应

杨 梅¹, 覃 翀^{2*}, 杨 敏¹, 彭书明³, 李晓明³, 武 瑛¹, 田 莉¹, 田春莲^{1*}

1. 吉首大学生命科学学院/杜仲综合利用技术国家地方联合工程实验室/林产化工工程湖南省重点实验室, 湖南 吉首 416000
2. 张家界学院医学与生命科学学院, 湖南 张家界 427000
3. 湘西自治州农业科学研究院, 湖南 吉首 416000

摘 要: 目的 揭示大齿牛果藤 *Nekemias grossedentata* 的抗旱生理响应机制。方法 以大齿牛果藤一年生植株为研究对象, 采用盆栽控水实验, 以正常浇水处理为对照, 探究轻度、中度和重度干旱胁迫对其成熟叶光合特性、渗透调节物质与抗氧化酶活性的影响。结果 随干旱持续, 叶相对含水量 (relative water content, RWC) 先升后降, 干旱强度越大叶片失水越多。各处理光合参数随干旱程度加深而下降。净光合速率 (net photosynthetic rate, Pn)、气孔导度 (stomatal conductance, Gs) 及蒸腾速率 (transpiration rate, Tr) 随干旱时间延长呈下降趋势, 胞间 CO₂ (intercellular CO₂ concentration, Ci) 呈先下降后上升趋势。叶绿素 a (chlorophyll a, Chla)、叶绿素 b (chlorophyll b, Chlb) 及类胡萝卜素 (carotenoids, Car) 含量随干旱加剧及持续缓慢减少。叶片丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 及渗透调节物质含量随干旱加剧而增加, 随干旱持续呈先升高后降低趋势, 14 d 时达峰值。干旱诱导 MDA 积累, 重度干旱下含量最高 (16.18 nmol/g); 中、重度干旱脯氨酸 (proline, Pro) 含量较对照显著提高 69.33%、79.37%; 干旱 14 d 时轻中重度下可溶性蛋白 (soluble protein, SP) 含量较对照分别显著提高 21.21%、34.51%、52.18%。抗氧化酶活性差异明显。超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性随干旱持续呈现先升后降趋势, 56 d 时显著失活; 过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性随干旱持续和加剧显著提升, 56 d 时分别升至 22.73、23.06、24.30、25.05 U/(g·min); 过氧化氢酶 (catalase, CAT) 于胁迫中期表现活跃, 前、后期活性较低。结论 大齿牛果藤在干旱胁迫下通过维持高的叶片 RWC、调控 Gs、Tr 及 Pn 实现水分节约, 同时积累 MDA、Pro 和 SP, 并协同上调 SOD、POD、CAT 活性以抵御氧化损伤。

关键词: 干旱; 大齿牛果藤; 光合特性; 渗透调节物质; 抗氧化酶

中图分类号: R286.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)24-9145-09

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.24.024

Drought stress induces dynamic changes in photosynthetic physiology and antioxidant defense in *Nekemias grossedentata*

YANG Mei¹, QIN Chong², YANG Min¹, PENG Shuming³, LI Xiaoming³, WU Ying¹, TIAN Li¹, TIAN Chunlian¹

1. College of Life Sciences of Jishou University/National and Local Joint Engineering Laboratory of *Eucommia ulmoides* comprehensive utilization technology/Key Laboratory of Hunan Forest Products and Chemical Industry Engineering, Jishou University, Jishou 416000, China
2. School of Medicine and Life Sciences, Zhangjiajie College, Zhangjiajie 427000, China
3. Xiangxi Autonomous Prefecture Academy of Agricultural Sciences, Jishou 416000, China

Abstract: Objective To reveal the drought resistance physiological response mechanism of the raw material plant for vine tea of *Nekemias grossedentata*. **Methods** Taking annual *N. grossedentata* plants as subjects, a pot-controlled water experiment was conducted with normal watering as the control to investigate the effects of light, moderate, and severe drought stress on photosynthetic characteristics, osmotic adjustment substances, and antioxidant enzyme activity in mature leaves. **Results** With the

收稿日期: 2025-05-06

基金项目: 湖南省自然科学基金项目 (2025JJ70626)

作者简介: 杨 梅 (1999—), 女, 硕士研究生, 从事植物逆境生理研究。Tel: 15286505759 E-mail: 15286505759@163.com

*通信作者: 覃 翀, 硕士, 从事中药资源评价研究。E-mail: qincl113_cs@126.com

田春莲, 教授, 硕士生导师, 从事中药资源开发与利用研究。E-mail: chuntian@jzu.edu.cn

aggravation of drought, the leaf relative water content (RWC) initially increased and then decreased, as higher drought intensity led to increased water loss from the leaves. The photosynthetic parameters of each treatment decreased as the drought deepened. The net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and transpiration rate (Tr) decreased with the extension of drought time, but intercellular CO₂ decreased first and then increased. In addition, the contents of chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb) and carotenoids (Car) decreased slowly with the increase of drought. The contents of Leaf malondialdehyde (MDA) and osmotic adjustment substances in leaves increased with the severity of drought, accumulated and reached the peak at 14 d, then decreased with the duration of drought. The content of MDA induced by drought was the highest under severe drought (16.18 nmol/g). Compared with the control group, the proline (Pro) content in moderate and severe drought was significantly improved by 69.33% and 79.37% respectively. Under 14 d of drought, the content of soluble protein (SP) was relatively enhanced by 21.21%, 34.51% and 52.18% respectively, compared with the control. Antioxidant enzyme activities varied: The activity of superoxide dismutase (SOD) first boosted and then weakened with the continuous drought, and was eventually inactivated at 56 d. But, the peroxidase (POD) activity boosted significantly with the continuous and intensified drought, reaching 22.73, 23.06, 24.30, and 25.05 U/(g·min) at 56 d, respectively. Catalase (CAT) was active mid-stress but low early/late. **Conclusion** Under drought stress, *N. grossedentata* achieved water conservation by maintaining high leaf RWC and regulating Gs, Tr, and Pn. It also accumulates MDA, Pro, and SP, and synergistically upregulates SOD, POD, and CAT activities to resist oxidative damage.

Key words: drought; *Nekemias grossedentata* (Hand.-Mazz.) J. Wen & Z. L. Nie; photosynthetic properties; osmotic adjustment substances; antioxidant enzymes

气候变化对全球农业可持续性构成重大威胁,干旱、洪涝等极端天气的频发直接导致作物减产甚至绝收^[1]。干旱因发生频率高、持续周期长和波及范围广已成为主要气象灾害^[2]。尽管湖南省降水量丰富,但因降水量和时空分布不均导致极端天气频繁,以夏秋连旱为主的干旱地域性凸显,湘西喀斯特地貌是干旱易发和重灾区^[3],严重影响农林生产^[4]。干旱通过抑制植物的呼吸与光合作用和气孔运动,降低酶活性、细胞膨压进而影响植物生理代谢^[5]。光合作用对于旱极为敏感,净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)直接反映光合作用强弱,叶绿素含量是描述光反应中心破坏程度的重要指标^[6];渗透调节物质含量变化是植物适应干旱胁迫的重要机制,脯氨酸(proline, Pro)和可溶性蛋白(soluble protein, SP)是维持细胞内渗透压稳定的主要渗透调节物质,其含量与植物抗旱力呈正相关^[7-8];超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)与过氧化氢酶(catalase, CAT)作为活性氧清除系统的关键组成部分,通过清除活性氧(如H₂O₂)最大限度地减轻细胞损伤^[9-10]。为此,开展湘西喀斯特地貌特殊生境下植物对干旱胁迫响应机制的研究,既能深化区域植物抗旱能力的认知,更为解析莓茶等典型适生植物的抗旱机制提供了理论依据。

莓茶是采用大齿牛果藤 *N. grossedentata* (Hand.-Mazz.) J. Wen & Z. L. Nie 茎叶加工而成的代用茶,又称藤茶、龙须茶、甜婆藤、甜藤茶等^[11],广泛分布于湖南、广西、贵州、湖北、江西、福建、

广东等地^[12],莓茶作为南方地区广泛应用的保健茶和中草药,常用于治疗口腔溃疡、咽喉肿痛、感冒发热、湿热黄疸、目赤肿痛、痈肿疮疖等^[13]。莓茶产业已成为武陵山少数民族地区(湖南湘西和张家界、湖北恩施州等)实现乡村振兴的支柱产业^[14]。大齿牛果藤富含黄酮类、多酚类、萜类等活性成分^[15],被誉为“黄酮之王”,镇痛、抗炎、抗菌、保肝、降血糖、抗肿瘤等药理活性显著^[16-18]。大齿牛果藤为多年生落叶木质藤本植物,每年4~10月是茎叶旺盛生长期,夏秋季节是茎叶产量形成关键期^[19],也是干旱集中发生期,严重的旱情导致莓茶产业损失惨重。目前,大齿牛果藤的研究主要聚焦于资源评价、化学成分分析及药用价值挖掘等领域^[12, 16-18, 20],其生理生化特性的研究仅发现喀斯特土壤中生长的植株表现为叶绿素含量降低,可溶性糖和黄酮类化合物含量增加^[21],干旱胁迫下大齿牛果藤生理特性的研究尚未涉及。

本研究以大齿牛果藤优良无性系的一年生幼苗为实验材料,通过盆栽控水实验,系统测定不同干旱梯度下优良无性系的生理生化指标并开展抗旱性分析,旨在深入解析干旱胁迫下大齿牛果藤的生理适应机制,为未来气候变化背景下大齿牛果藤的保护利用及抗旱性育种提供理论参考。

1 仪器与材料

1.1 仪器

LI-6400 型便携式光合测定仪,美国 LI-COR 公司; AF224C 型万分之一电子天平,上海恒平天平

科学仪器有限公司; EX125DZH 型奥豪十万分之一电子天平, 奥豪斯仪器(常州)有限公司; DSA300-GL1 型超声波清洗仪, 福州德森精工有限公司; CenLee18K 型高速离心机, 湖南湘立科学仪器有限公司; UV757CRT 型紫外可见分光光度计, 赛默飞世尔(上海)科技公司。

1.2 试剂

5-磺基水杨酸(批号 20231215)、愈创木酚(批号 20220831)、L-甲硫氨酸(批号 P2736317)、考马斯亮蓝 G(批号 P12052)、三酮氢茛水合物(批号 P2498096)、氯化硝基四唑啉蓝(批号 JS239166)、L-脯氨酸(批号 P2532409)、硫代巴比妥酸(批号 P2705095)、磷酸二氢钠水合物(批号 P2323409)、十二水合磷酸氢二钠(批号 20210906)购自北京莱博科技有限公司, 均为分析级。

1.3 材料

干旱胁迫实验于 2024 年 8~10 月在吉首大学张家界校区后山(29°08'N, 110°28'E)进行。实验材料由吉首大学秦位强教授鉴定为大齿牛果藤 *N. grossedentata* (Hand.-Mazz.) J. Wen & Z. L. Nie。实验材料 2024 年 1 月扦插至苗床, 5 月选取生长一致的扦插苗移栽至盆内。盆内基质配比为黄土:有机肥=2:1, 移栽后置于简易遮雨棚内实施标准化水分管理(7 d 灌溉 1 次), 经缓苗期后建立稳定生长体系。

2 方法

2.1 实验处理

干旱胁迫设置 4 个水分梯度^[22], 采用环刀法测出田间最大持水量, 当含水量达到田间最大持水量的 75%~80%时, 植株正常生长, 枝叶繁茂; 60%~65%时, 叶片轻微下垂; 50%~55%时, 叶片下垂弧度加大; 40%~45%时, 叶片下垂并开始凋落; 30%~35%时, 叶片严重下垂, 卷曲变干, 叶柄发黑, 濒临死亡。因此本实验以田间最大持水量的 75%~80%为水分对照组(T_1), 60%~65%为轻度干旱(T_2), 50%~55%为中度干旱(T_3), 40%~45%重度干旱(T_4)。实验分 4 个处理, 每处理 3 个重复, 每重复 15 盆, 共计 180 盆。每天 16:00—18:00 时称量盆栽质量, 根据质量差值补水, 确保实验期间不同干旱梯度土壤含水量维持在设定范围内。

处理前及处理 1 d 均采样, 然后每隔 14 d 采样和测定指标, 持续 56 d。采样时间为 9:00~11:00 时, 每处理采取中上层叶片, 置于密封塑料袋低温

保存, 带回实验室测定各项生理指标, 重复 3 次。

2.2 混合液的提取

参考李合生^[23]酶液提取方法并稍作优化。取去叶脉的叶片 1 g 于研钵, 加入 2 mL 0.05 mol/L pH 7.8 的磷酸缓冲液及少量石英砂, 冰浴研磨成匀浆后移至 10 mL 离心管中, 然后加入 3 mL 的磷酸缓冲液冲洗研钵, 至洗净。然后 4 °C、10 000 r/min 离心 20 min, 上清液转至新 10 mL 离心管中, 磷酸缓冲液定容至 10 mL, 4 °C 保存。提取液用于测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)、SP 含量, 以及 SOD、POD、CAT 活性。

2.3 叶片生理指标的测定

光合参数在干旱处理第 0、1、14、28、42、56 天上午 10:00~12:00 时, 采用 Li-6400 便携式光合测定仪测定。测定时设定叶室温度(25 ± 2) °C, CO_2 供应为开放式气路(380 ± 20) $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 体积流量为 500 mL/min, 光强为 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 选取植株顶端向阳面第 3~5 片完全功能叶做好标记, 测定 P_n 、气孔导度(stomatal conductance, G_s)及蒸腾速率(transpiration rate, Tr)和胞间 CO_2 (intercellular CO_2 concentration, C_i)^[24]。每处理测定 3 株, 每株测定 3 片叶, 取平均值。叶片叶相对含水量(relative water content, RWC)采用烘干法测定, 叶绿素 a(chlorophyll a, Chla)、叶绿素 b(chlorophyll b, Chlb)及类胡萝卜素(carotenoids, Car)含量采用乙醇浸提法测定, MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定, SOD 活性采用氮蓝四唑显色法测定, POD 活性采用愈创木酚法测定, CAT 活性采用分光光度法测定, Pro 含量采用酸性茛三酮法测定, SP 含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定^[23]。

2.4 数据处理

运用 Excel 2016 完成数据整理。运用 SPSS 21.0 进行单因素方差分析(ANOVA), 结合 Duncan 法进行多重比较, 显著性判断设定 $\alpha=0.05$ 阈值。运用 Origin2024 完成相关性分析以及绘图。表中结果均以 $\bar{x} \pm s$ 表示。

3 结果与分析

3.1 干旱胁迫对大齿牛果藤叶片相对含水量的影响

由表 1 可知, 随干旱时间延长, 各处理叶片 RWC 呈先上升后下降趋势, 14 d 时达峰值(T_1 为 91.88%、 T_2 为 86.61%、 T_3 为 82.92%、 T_4 为 79.05%), 随后逐渐降低。 T_1 的 RWC 始终最高; T_2 初期 RWC

表 1 干旱胁迫下大齿牛果藤叶片相对含水量的变化

Table 1 Changes in RWC of leaves of *N. grossedentata* under drought stress

处理	叶片相对含水量/%					
	0 d	1 d	14 d	28 d	42 d	56 d
T ₁	80.02±1.52Ca	85.02±0.77Ba	91.88±1.48Aa	85.73±1.75Ba	85.85±2.91Ba	86.25±1.04Ba
T ₂	79.16±1.10Ba	83.26±1.82Bab	86.61±0.54Ab	80.35±1.76Bb	81.96±1.33ABa	80.48±2.32Bab
T ₃	78.28±1.41ABCa	81.92±1.88ABab	82.92±0.21Ac	75.92±1.09BCc	76.11±2.26BCb	74.35±2.35Cbc
T ₄	76.71±0.17Aa	78.32±2.50Ac	79.05±2.01Ac	72.86±0.93Bc	71.93±1.59Bb	71.61±1.30Bc

不同小写字母和大写字母分别表示列和行（组内）差异显著（ $P < 0.05$ ），下同。

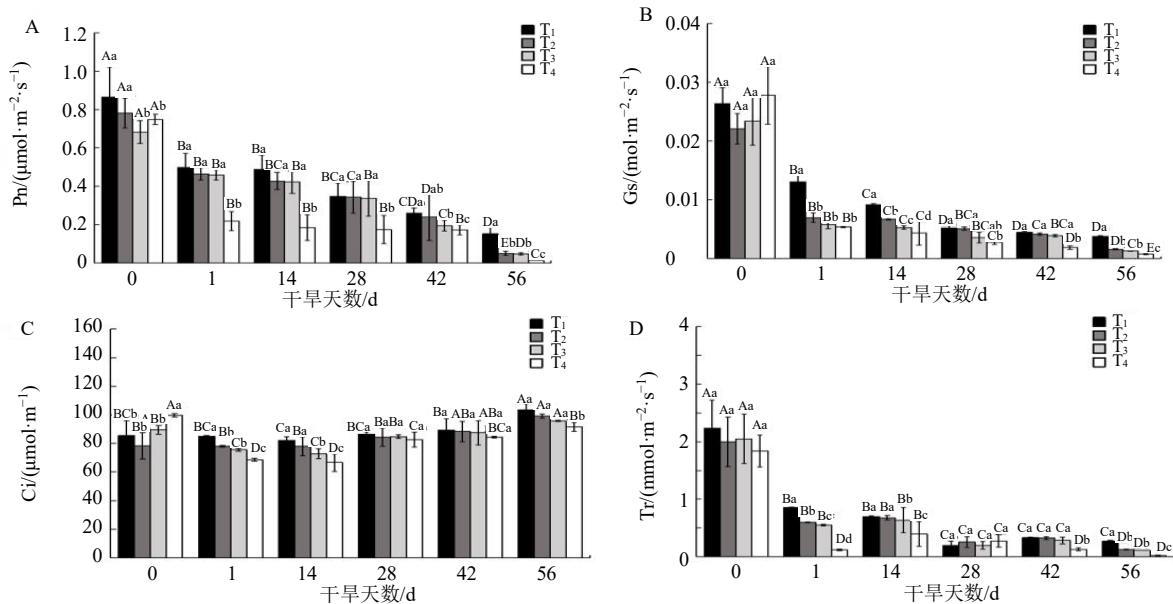
Different lowercase letters and uppercase letters indicate significant differences in columns and rows (within groups) ($P < 0.05$), same as below.

快速升高至 86.61%，后期缓慢下降（56 d 为 80.48%），适应性较强；T₃ 升高至 82.92% 后持续下降（56 d 为 74.35%），T₄ 升至 79.05% 后逐渐下降（56 d 为 71.61%），T₃、T₄ 处理 56 d 后的叶片 RWC 与 14 d 相比降幅均大于 T₂，表明干旱延长及加剧导致叶片失水加剧。干旱期间叶片 RWC 始终呈现 T₁ > T₂ > T₃ > T₄，说明干旱导致植株整体水分供应不足。总之，大齿牛果藤叶片 RWC 随干旱程度加深而减小，随干旱时间延长呈先上升后下降趋势，14 d 叶片 RWC 达峰值，可能由于干旱前期刺激植株根系大量吸收水分以抵消蒸腾损失。

3.2 干旱胁迫对大齿牛果藤光合作用的影响

3.2.1 干旱胁迫对大齿牛果藤光合参数的影响
气孔是植物气体交换的重要器官，水蒸气散失与

CO₂ 进出的主要通道。干旱胁迫时，植物叶片气孔的保卫细胞逐渐缺水，气孔开度减小，导致水分蒸腾降低和 CO₂ 进入量减少。由图 1 可知，随干旱时间延长，各处理 Pn、Gs、Tr 均下降，而 Ci 先降低后升高，各指标均随干旱程度加深而减小。图 1-A 中，干旱 1、14 d 时，T₄ 的 Pn 最低，干旱胁迫处理 56 d 的 Pn 显著低于对照。图 1-B 中，干旱 1、14 d 时 T₁ 的 Gs 显著高于其他处理。图 1-C 中，干旱 1 d 对照的 Ci 最高。图 1-D 中，干旱 1 d 时胁迫处理 Tr 显著低于对照，14 d 时重度干旱最低。整体上，干旱前期（1~14 d），叶片 Gs 呈减小趋势，Tr 降低。14 d 后 Gs 下降，Ci 上升但 Pn 降低，说明干旱后期 Pn 降低属于非气孔限制。



大写字母表示相同处理下不同时间的显著性差异，小写字母表示相同时间下不同处理的显著性差异（ $P < 0.05$ ），下同。

The uppercase letters in the figure indicate the significance differences at different times under the same treatment, and the lowercase letters indicate the significance differences at different treatments at the same time ($P < 0.05$), same as below.

图 1 干旱胁迫下大齿牛果藤光合参数 Pn (A)、Gs (B)、Ci (C)、Tr (D) 的变化

Fig. 1 Changes of photosynthetic parameters Pn(A), Gs(B), Ci (C), Tr (D) of *N. grossedentata* under drought stress

3.2.2 干旱胁迫对大齿牛果藤光合色素含量的影响 叶绿素与植物的光合作用和产量形成密切相关，能够反映植物的生长状况及胁迫程度^[5]。图 2-A 可知，干旱 0~1 d，各处理 Chla 含量显著升高，

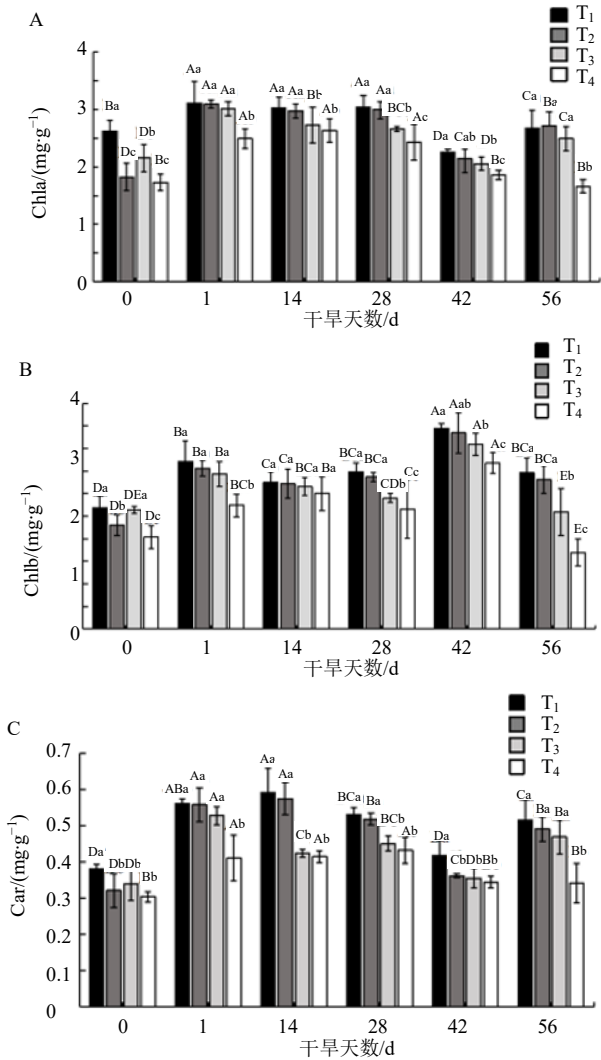


图 2 干旱胁迫下大齿牛果藤光合色素 Chla (A)、Chlb (B)、Car (C) 含量的变化
Fig. 2 Changes in photosynthetic pigment content Chla (A), Chlb (B), Car (C) of *N. grossedentata* under drought stress

重度干旱显著低于其他组。干旱 14~28 d，Chla 含量无显著差异，干旱 28 d Chla 含量降低，42 d 达最低，重度干旱胁迫合成抑制与降解促进效应最强导致 Chla 含量最低，轻中度干旱胁迫含量相对较高。从图 2-B 获悉，随干旱胁迫时间延长，Chlb 含量呈现“上升-稳定-上升-下降”趋势：干旱 1 d 时，Chlb 含量上升，直到 28 d 含量维持相对稳定，42 d 达峰值，56 d 时含量下降。同一干旱时期 T₁~T₄ 的 Chlb 含量高低顺序为 T₁>T₂>T₃>T₄；其中，干旱 28~56 d 期间，中重度干旱处理的 Chlb 含量显著低于其他处理。图 2-C 看出，Car 含量的动态变化与 Chla 整体趋势一致，不同处理的波动幅度与节点有差异。T₁~T₃ 处理在干旱 1 d 含量快速上升至峰值；随后持续下降至 42 d 最低。T₄ 波动幅度显著小于其他处理，干旱处理当天相比，1~28 d 含量显著上升，42~56 d 维持较低水平。

3.3 干旱胁迫对大齿牛果藤丙二醛的影响

MDA 是细胞膜氧化损伤程度的重要生物标志物^[25]，干旱时细胞膜脂质过氧化损伤，MDA 含量增加造成膜流动性与选择透过性显著降低。由表 2 可知，MDA 含量随干旱持续呈先上升后下降趋势，初期（0~14 d）MDA 含量迅速上升并达峰值，T₁、T₂、T₃、T₄ 分别为 13.08、14.87、15.55、16.18 nmol/g，表明短期胁迫触发氧化应激；14 d 后下降，可能与极端胁迫下膜脂过度损伤有关。就干旱梯度而言，T₁ 的 MDA 含量始终处于最低水平，干旱延长未造成显著积累，T₂ 增幅最小，T₃ 高于 T₁ 和 T₂ 但低于 T₄，显示中度胁迫下损伤累积加速。T₄ 的 MDA 增幅最大反映重度胁迫下细胞膜持续受损且修复能力丧失。

3.4 干旱胁迫对大齿牛果藤渗透调节物质的影响

3.4.1 干旱胁迫对大齿牛果藤脯氨酸的影响 植物面临干旱时体内 Pro 通过调节细胞渗透压维持水分平衡。由图 3-A 可知，随时间延长，干旱初期（0~

表 2 干旱胁迫下大齿牛果藤叶 MDA 含量的变化

Table 2 Changes of MDA content in leaves of *N. grossedentata* under drought stress

处理	MDA/(nmol·g ⁻¹)					
	0 d	1 d	14 d	28 d	42 d	56 d
T ₁	8.45±1.49Ba	12.67±0.70Ab	13.08±0.20Ac	11.93±1.6Aa	12.87±0.23Aa	8.52±1.76Bab
T ₂	7.18±2.21Ca	13.82±0.37ABa	14.87±0.70Ab	12.30±0.51Ba	13.27±1.94Ba	7.86±0.88Cb
T ₃	7.51±1.09Ca	14.02±1.13Ba	15.55±1.54Aab	12.84±1.04Ba	13.66±0.73Ba	8.60±0.77Cab
T ₄	7.17±1.29Ea	14.50±0.21Ba	16.18±0.97Aa	13.23±0.47Ca	14.12±0.63BCa	9.48±0.58Da

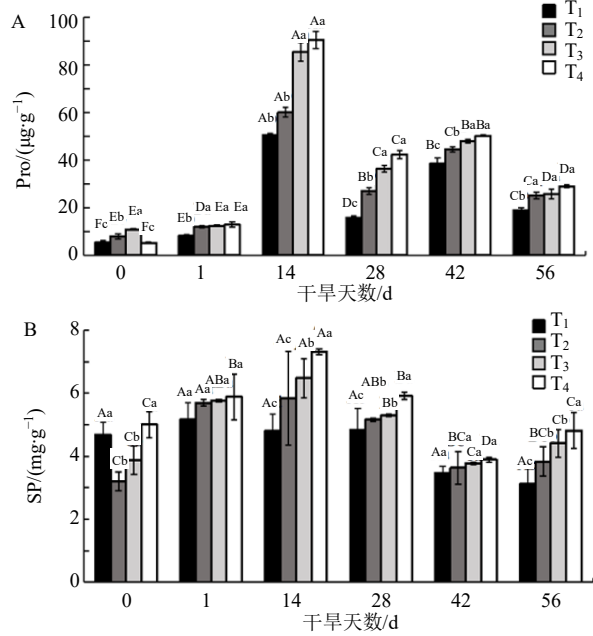


图 3 干旱胁迫下大齿牛果藤叶 Pro (A) 和 SP (B) 含量的变化

Fig. 3 Changes of Pro (A) and SP (B) content in leaves of *N. grossedentata* under drought stress

14 d) 所有处理 Pro 含量持续上升, 以 T₄ 上升幅度最大, 表明强干旱胁迫下植物通过累积 Pro 强化细胞渗透调节能力。14 d 各处理达峰值, T₁~T₄ 分别为 50.47、60.01、85.46、90.53 $\mu\text{g}/\text{g}$, 这与植物短期胁迫响应的特征吻合。随后进入波动期: 14~28 d 各组呈下降趋势, T₄ 处理组 Pro 含量显著高于其他组。42 d 时, 所有处理组小幅上升, 反映植物适度干旱下通过次生代谢补偿维持渗透压平衡的适应性策略, 56 d 各组 Pro 含量均呈下降趋势并趋于稳定。就干旱梯度而言, Pro 含量随干旱强度加深而升高, 处理组含量始终高于同期对照组。

3.4.2 干旱胁迫对大齿牛果藤 SP 的影响 SP 通过参与抗氧化防御和代谢调节增强抗逆性。由图 3-B 可知, SP 含量随干旱加深而升高, 随干旱时间延长呈先升后降趋势。干旱初期 (0~14 d), 所有处理的 SP 含量均持续上升, 表明水分胁迫初期植物通过增强蛋白质合成来激活防御机制。其中, T₄ 上升斜率最大, 反映出强干旱植物应激响应更剧烈。14 d 时各处理达峰值, 分别为 4.81、5.83、6.47、7.32 mg/g , 证实 14 d 是大齿牛果藤叶 SP 合成的关键期。干旱中后期 (14~56 d), 各处理 SP 含量下降, 但降幅有差异, T₄ 降幅最显著, 其蛋白含量在 56 d 降至 4.8 mg/g , 而 T₁ 维持在 3.1 mg/g 。

3.5 干旱胁迫对大齿牛果藤抗氧化酶的影响

3.5.1 干旱胁迫对 SOD 活性的影响 SOD 清除超氧负离子, 生成过氧化氢和氧气, 减轻氧化损伤。由图 4-A 可知, 干旱初期 (0~14 d) 各处理组 SOD 活性逐渐上升, 各干旱处理 1 d 时 SOD 活性显著高于对照, 14 d 时 T₃、T₄ 达峰值且显著高于 T₁、T₂, 说明干旱初期 SOD 迅速作出反应分解超氧负离子以抵抗逆境; 干旱中期 (14~28 d) 各处理 SOD 活性较初期开始下降, 处理间差异不显著; 干旱后期 (28~56 d) 时 SOD 活性虽有上升, 但干旱后期细胞膜发生不可逆损伤, SOD 作用失效。

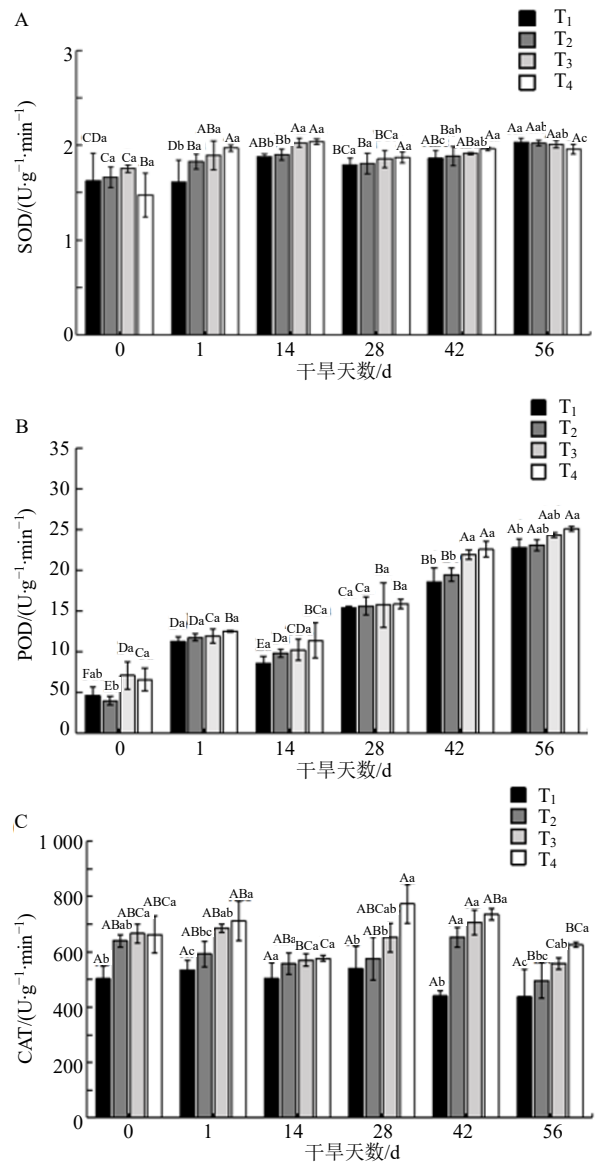


图 4 干旱胁迫下大齿牛果藤 SOD (A)、POD (B)、CAT (C) 活性的变化

Fig. 4 Changes of SOD (A), POD (B) and CAT (C) activities of *N. grossedentata* under drought stress

3.5.2 干旱胁迫对 POD 活性的影响 POD 催化过氧化氢与有机底物反应, 将其分解为水和氧气, 减少 ROS 积累。由图 4-B 可知, 各处理 POD 活性随干旱持续逐渐上升。14 d 时各组的 POD 活性较 1 d 时略有下降, 14 d 后稳步上升, 42 d 时 T₃、T₄ 处理组 POD 活性显著高于 T₁、T₂。干旱胁迫初期 (0~14 d), SOD 与 POD 协同维持 ROS 动态平衡, 随胁迫加剧 (≥ 28 d), POD 通过强化抗氧化防御体系主导抗逆响应机制。

3.5.3 干旱胁迫对 CAT 活性的影响 CAT 直接分解过氧化氢为水和氧气, 防止活性氧对细胞组分氧化破坏。由图 4-C 可知, 干旱前期 (0~14 d) 各处理 CAT 活性趋于稳定, 中期 (14~42 d) 开始提高, 干旱 28 d 时 T₄ 的 CAT 活性显著高于 14 d, 表明干旱中期植株激活 CAT 以清除 H₂O₂。56 d 下降至初始水平, 揭示长期胁迫导致酶系统功能衰退。总体上, CAT 在干旱中期发挥作用, 前期和后期活性较弱。

3.6 大齿牛果藤各指标的相关性分析

大齿牛果藤各生理指标的 Pearson 相关性分析结果如图 5 所示。RWC 与 Pn 显著正相关, 与 Chla、Chlb 及 Car 极显著正相关, 与 POD、CAT 极显著负相关, 该关联性揭示了干旱胁迫诱导的大齿牛果藤叶片水分亏缺导致光合机构受损, 同时触发植物通过增强 POD 与 CAT 活性建立氧化防御机制; Pn 与 Gs、Tr 极显著正相关, 证实干旱胁迫通过气孔限制显著抑制光合作用; MDA 与 Pro、SP、SOD 极显著正相关, 表明膜脂过氧化损

伤程度与渗透调节系统及 SOD 介导的抗氧化防御呈协同响应; SOD 与 POD 极显著正相关, 提示二者在清除 ROS 过程中形成协同增强的抗氧化防御网络。

4 讨论

4.1 干旱胁迫对大齿牛果藤叶片相对含水量的影响

叶片 RWC 可反映出植物受干旱作用时的保水能力, 且 RWC 减少是植物响应干旱胁迫的一种适应表现^[26]。本研究发现, 干旱胁迫下大齿牛果藤叶片 RWC 下降但幅度较小, 干旱初期 (0~14 d) 呈升高趋势。究其原因, 一是干旱胁迫时植物体内脱落酸诱导根毛细胞伸长以增强吸水能力, 植物积累渗透调节物质降低细胞渗透势, 气孔关闭减少蒸腾失水^[27]。二是实验初期浇水频率较高导致棚内空气相对湿度 (RH) 大, 当 RH>53% 利于凝结水形成, 当 RH>80% 凝结水发生频率超过 90%^[28-29], 实验棚内易形成凝结水, 叶片水分凝结量大 RWC 升高。随胁迫时间的延长, 所有处理叶片 RWC 均下降, 胁迫 56 d 后, 轻中度胁迫和对照组相比分别下降了 6.69% 和 13.79%, 重度胁迫下, RWC 为对照的 83.02%, 说明大齿牛果藤在干旱环境中具有一定的保水能力, 但当胁迫程度进一步加深, 持水量达到田间最大持水量的 40%~45% 时, 叶片保水性下降, 大幅度失水, 这一结论与万一峰等^[30]的报道一致。

4.2 干旱胁迫对大齿牛果藤叶光合作用的影响

光合作用是干旱影响植物的首要环节, 干旱导致气孔导度下降主导光合降低, 胁迫加剧后非气孔限制成关键因素^[31]。本研究表明, 干旱前期 (1~14 d), 叶片 Gs 和 Ci 减小导致 Pn 降低; 14 d 后 Gs 和 Pn 均下降, 但 Ci 逐渐上升, 说明干旱前期气孔因素限制净光合速率, 干旱后期非气孔因素限制净光合速率, 导致光合机构受损, 应结合 Chl 含量等判断光合作用降低的原因。该结论与葎叶蛇葡萄研究结果基本相似^[32]。光合色素含量直接影响叶片的光合能力^[33]。本研究中, 大齿牛果藤的 Chla 与 Car 含量均呈现先升后降的趋势, 干旱 42 d 达最低值, 而 Chlb 含量则在干旱 42 d 时上升到最大值, 所有干旱处理的光合色素含量低于对照, 重度干旱光合色素值最低, 说明干旱胁迫越深越不利于大齿牛果藤的光合作用。

4.3 干旱对大齿牛果藤叶片 MDA 及渗透调节物质的影响

干旱胁迫下, ROS 的过量累积引发膜脂过氧

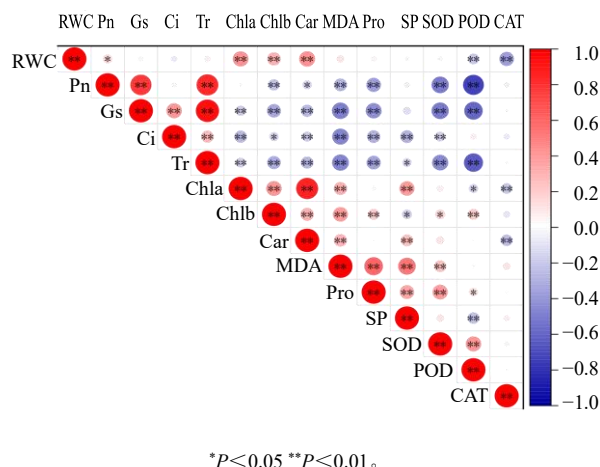


图 5 干旱胁迫下大齿牛果藤叶片生理指标的相关性分析
Fig. 5 Correlation analysis of leaf physiological indexes of *N. grossedentata* under drought stress

化,导致细胞膜完整性受损。MDA 作为膜脂氧化的终产物,其含量动态变化可定量表征膜系统损伤程度和植物的抗逆性^[34]。本实验中,随着干旱胁迫的持续,大齿牛果藤 MDA 含量呈先上升后下降趋势,14 d 时达到最大值,重度干旱胁迫组 MDA 含量达到最高,对照组则保持相对稳定,这一结果与花榈木幼苗的抗旱生理相似^[4],说明随着干旱胁迫加剧和持续,叶片的膜质过氧化程度加剧。SP、Pro 等渗透调节物质积累以抵抗逆境,保持植物细胞水势平衡^[34]。本研究发现,随着干旱胁迫时间的增加,大齿牛果藤叶片的 Pro 和 SP 含量总体呈现上升-下降-上升趋势,中重度胁迫组 14 d 时达最大值,与干旱胁迫下葡萄 Pro 及 SP 含量变化规律^[35]相似,表明各渗透调节物质在干旱胁迫下已形成协同积累的动态调控体系,减轻干旱胁迫对细胞膜系统的损伤。

4.4 干旱胁迫对大齿牛果藤叶抗氧化酶活性的影响

SOD、POD 和 CAT 是植物生物膜的重要保护酶,干旱胁迫下植物通过提高其活性以清除超氧负离子,共同维持细胞内超氧负离子的正常水平,避免细胞膜受损^[36-37]。在本研究干旱胁迫期间,大齿牛果藤叶片的 SOD、POD、CAT 活性随干旱胁迫强度增加总体呈上升趋势,以应对氧化损伤。相关性分析显示,SOD、CAT、POD 活性之间呈显著正相关,表明抗氧化酶系统对干旱胁迫的协同响应。这一结论与窄叶蓝果忍冬干旱胁迫研究报道一致^[38]。随着干旱程度加剧,各处理 SOD 活性始终保持较高水平,随胁迫时间延长趋于一致;CAT 活性与胁迫程度呈正相关,重度干旱下活性最强;各处理 POD 活性随干旱持续逐渐上升,42 d 时中重度干旱处理组显著高于轻度干旱和对照。干旱前期 SOD 和 POD 协同维持 ROS 动态平衡,干旱中期 CAT 发挥作用,而后期由 POD 通过强化抗氧化防御体系主导抗旱响应机制。

4.5 干旱胁迫下大齿牛果藤的生理响应

大齿牛果藤在干旱胁迫初期(1~14 d)通过维持较高的叶片 RWC、调控气孔开闭(Gs 降低)及光合速率(Pn 下降)实现水分节约,同时积累 Pro 和 SP,并协同上调 SOD、POD、CAT 抗氧化酶活性以抵御氧化损伤。随着胁迫持续(14~56 d),MDA 含量显著累积,细胞膜不可逆损伤,此时 SP 与 Pro 协同维持渗透稳态,POD 酶活性占比提升至抗氧化系统的主导地位。值得注意的是,胁迫 14 d

时 MDA、Pro、SP 含量活性均达到峰值,标志着氧化应激反应进入剧烈阶段,该时间节点可作为后续基因组及代谢组学研究的临界特征依据。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Verma K K, Song X P, Kumari A, *et al.* Climate change adaptation: Challenges for agricultural sustainability [J]. *Plant Cell Environ*, 2025, 48(4): 2522-2533.
- [2] 刘升学, 马爱芳, 秦峰, 等. 植物抗旱性研究进展 [J]. *科学通报*, 2025, 70(25): 4297-4314.
- [3] 张超, 罗伯良. 湖南夏秋季持续性区域气象干旱的时空特征 [J]. *干旱气象*, 2021, 39(2): 193-202.
- [4] 李天翔, 肖亚琴, 曹基武, 等. 干旱对不同种源花榈木幼苗生长及生理生化的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2024, 44(12): 86-96.
- [5] Yang X Y, Lu M Q, Wang Y F, *et al.* Response mechanism of plants to drought stress [J]. *Horticulturae*, 2021, 7(3): 50.
- [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.
- [7] 魏志刚, 王玉成. 植物干旱胁迫响应机制 [M]. 北京: 科学出版社, 2015: 211-276.
- [8] 张青, 彭祚登. 七叶树幼苗对水分胁迫和复水的生理响应 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(4): 46-53.
- [9] Saibi W, Brini F. Oxidative stress and antioxidant defense in Brassicaceae plants under abiotic stresses [J]. *J Plant Sci*, 2021(1): 5-15.
- [10] Zhang R Y, Wang Y, Wang X X, *et al.* Differential responses of microstructure, antioxidant defense, and plant hormone signaling regulation in potato (*Solanum tuberosum* L.) under drought, alkaline salt, and combined stresses [J]. *Sci Hort*, 2025, 341: 114014.
- [11] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴(第二册): 补编 [M]. 北京: 科学出版社, 1983: 246-272.
- [12] 石依姗, 肖凌, 聂晶, 等. 中国特色民族药材藤茶的资源调查 [J]. *中药材*, 2020, 43(5): 1076-1080.
- [13] 张云坤, 李娟, 黄丹, 等. 中药藤茶化学成分及抗感染作用研究进展 [J]. *世界科学技术—中医药现代化*, 2021, 23(6): 2012-2022.
- [14] 王军, 宋红菊, 肖继梅, 等. 永顺县发展莓茶产业实施乡村振兴战略的优势分析与发展建议 [J]. *农业科技通讯*, 2023(10): 50-53.
- [15] Wu R R, Li X, Cao Y H, *et al.* China medicinal plants of the *Ampelopsis grossedentata*-a review of their botanical characteristics, use, phytochemistry, active pharmacological components, and toxicology [J]. *Molecules*, 2023, 28(20):

- 7145.
- [16] Li Y, Kumar P S, Tan S Q, *et al.* Anticancer and antibacterial flavonoids from the callus of *Ampelopsis grossedentata*; A new weapon to mitigate the proliferation of cancer cells and bacteria [J]. *RSC Adv*, 2022, 12(37): 24130-24138.
- [17] Zhang Q L, Zhao Y F, Zhang M Y, *et al.* Recent advances in research on vine tea, a potential and functional herbal tea with dihydromyricetin and myricetin as major bioactive compounds [J]. *J Pharm Anal*, 2021, 11(5): 555-563.
- [18] Chen J, Li M, Gao Q R, *et al.* Dihydromyricetin, a flavonoid from vine tea (*Ampelopsis grossedentata*) provides hepatoprotection by modulating gut microbiota-mediated bile acid homeostasis [J]. *J Agric Food Res*, 2024, 18: 101376.
- [19] 黄光昱, 李卫东, 陈永波, 等. 藤茶生产技术规程 [J]. 湖北农业科学, 2019, 58(15): 84-86.
- [20] 凌伟红, 陈燕, 冯淼, 等. 不同产地显齿蛇葡萄以及近缘种指纹图谱的建立及有效成分分析 [J]. 中草药, 2023, 54(17): 5725-5733.
- [21] 蒋春燕. 喀斯特生境对显齿蛇葡萄生理生化特性的影响及推广研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2023.
- [22] 何小三. 不同油茶品种对干旱胁迫的响应机制 [D]. 南京: 南京林业大学, 2019.
- [23] 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: 130-260.
- [24] 许雯博. 水分亏缺对葡萄生理特征及光合特性的影响 [D]. 石河子: 石河子大学, 2014.
- [25] Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado A I. The physiology of plant responses to drought [J]. *Science*, 2020, 368(6488): 266-269.
- [26] 邢钰坤, 曹恭祥, 元光, 等. 干旱胁迫下不同种源文冠果幼苗叶片的抗旱生理响应特征 [J]. 内蒙古林业科技, 2021, 47(4): 25-30.
- [27] Maurel C, Nacry P. Root architecture and hydraulics converge for acclimation to changing water availability [J]. *Nat Plants*, 2020, 6(7): 744-749.
- [28] 冉彬, 张在勇, 杨京博, 等. 毛乌素沙地沙蒿凝结水形成规律及其对水均衡的影响 [J]. 农业工程学报, 2023, 39(8): 111-119.
- [29] 刘鹏程. 黄土丘陵沟壑区水汽在植物叶面凝结过程研究 [D]. 西安: 长安大学, 2023.
- [30] 万一峰, 李辰晖, 方升佐. 干旱胁迫对青钱柳苗木生理特性及渗透调节物质的影响 [J/OL]. 分子植物育种, (2024-08-19)[2025-09-28]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240816.1505.002>.
- [31] 李中华, 刘进平, 谷海磊, 等. 干旱胁迫对植物气孔特性影响研究进展 [J]. 亚热带植物科学, 2016, 45(2): 195-200.
- [32] 王玉丽. 葎叶蛇葡萄新品种‘东岳红’耐旱性、耐盐性研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- [33] 罗孟容, 梁文斌, 杨艳, 等. 干旱胁迫对柃子光合作用及叶绿体超微结构的影响 [J]. 经济林研究, 2021, 39(3): 165-174.
- [34] 冒吉荣, 曾岩, 徐馨好, 等. 干旱胁迫及复水对油松渗透调节物质及水力功能的影响 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(11): 2959-2965.
- [35] 刘竞择, 曹柠, 张艳霞, 等. 葡萄砧木冬季抗抽干能力及抗旱性综合评价 [J]. 果树学报, 2020, 37(3): 339-349.
- [36] 何凤, 刘攀峰, 王璐, 等. 干旱胁迫及复水对杜仲苗木生理特性的影响 [J]. 植物生理学报, 2021, 57(3): 661-671.
- [37] 于雅凡, 万龙燕, 邓继峰, 等. 干旱复水对沙地樟子松水力和碳同化特征的影响 [J]. 植物生理学报, 2025, 61(3): 309-324.
- [38] 冯菊英, 刘哲昊, 袁雅丽, 等. 干旱胁迫对窄叶蓝果忍冬扦插苗生理特性的影响 [J/OL]. 福建农林大学学报: 自然科学版, (2025-09-19) [2025-10-19]. [https://link.cnki.net/doi/10.13323/j.cnki.j.fafu\(nat.sci.\).202506017](https://link.cnki.net/doi/10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).202506017).

[责任编辑 时圣明]