北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应

曾子弘 张哲文 孙永江 董树斌 禹瑞敏 程瑾

Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress

Zeng Zihong, Zhang Zhewen, Sun Yongjiang, Dong Shubin, Yu Ruimin, Cheng Jin

引用本文:
曾子弘, 张哲文, 孙永江, 董树斌, 禹瑞敏, 程瑾. 沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(1):88–101. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250090
Zeng Zihong, Zhang Zhewen, Sun Yongjiang, Dong Shubin, Yu Ruimin, Cheng Jin. Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(1):88–101. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250090

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250090

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

3种玉兰幼苗生长和生理特性对干旱胁迫的响应
Response of growth and physiological characteristics of three *Magnolia* spp. seedlings to drought stress
北京林业大学学报, 2024, 46(9): 57–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230312

油松*SAUR*基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析
Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress
北京林业大学学报, 2024, 46(8): 57–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230333

干旱胁迫对黑杨派无性系生长及生理特性的影响
Effects of drought stress on the growth and physiological characteristics of Sect. *Aigeiros* clones
北京林业大学学报, 2023, 45(10): 81–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220266

干旱胁迫及复水后84K杨栓塞修复及其他水力学特性的研究
Hydraulic characteristics and embolism repair of *Populus alba* × *P. glandulosa* after drought stress and rehydration
北京林业大学学报, 2021, 43(7): 22–30. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200165

胡杨*PeREM*6.5调控拟南芥水分胁迫耐受机制
*Populus euphratica PeREM*6.5 regulating tolerance mechanism to water stress in *Arabidopsis thaliana*
北京林业大学学报, 2022, 44(9): 40–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210195

核桃*JrTT*1–1启动子不同长度片段响应干旱的活性分析
Activity analysis of different length fragments of walnut *JrTT*1–1 promoter in response to drought stress
北京林业大学学报, 2022, 44(8): 31–38. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210126

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250090

沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应

曾子弘[1] 张哲文[1] 孙永江[2] 董树斌[1] 禹瑞敏[1] 程 瑾[1]
(1. 北京林业大学生物科学与技术学院，林木资源高效生产全国重点实验室，林木育种与生态修复国家工程中心，花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室，北京 100083；2. 北京林业大学林学院，北京 100083)

摘要:【目的】国家审定良种‘深秋红’沙棘兼具重要的生态和经济价值，探究其在干旱、盐碱和干旱−盐碱复合 3 个胁迫维度下形态和光合能力的变化情况，旨在揭示沙棘逆境胁迫下的响应机制，为干旱盐碱区植被恢复与沙棘良种推广提供理论依据。**【方法】**以‘深秋红’沙棘一年生无性系幼苗为研究对象，利用自然控水法和逐渐浇灌盐碱法，设置不同土壤体积含水量、不同盐碱浓度以及复合胁迫处理，观察不同处理下其形态变化，测定其光合系统相关指标，并进行聚类和相关性分析。**【结果】**(1)干旱、盐碱及其复合胁迫对沙棘幼苗形态和光合系统一定产生抑制作用，但复合胁迫效应显著强于单一胁迫。(2)单一胁迫初期影响有限，但随胁迫时间和程度增加，叶绿素含量(SPAD)、电子传递效率(ETR)、光能利用效率(α)、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)下降；复合胁迫下，SPAD、ETR、F_v/F_m 显著降低，PSII 反应中心密度(RC/CSo)同步减小，电子传递受阻，能量吸收与捕获受限。(3)单一胁迫下，沙棘主要通过增强调节性能量耗散(Y(NPQ))维持光系统稳定；而在重度复合胁迫后期，Y(NPQ)明显下降，非调节性能量耗散(Y(NO))显著升高，最终导致光合系统功能失稳。(4)复合胁迫显著改变了类囊体膜能量流动结构，随着复合胁迫强度增加，吸收能量通量(ABS/CSm)和捕获能量通量(TRo/CSm)及电子传递通量(ETo/CSm)均明显降低，且下降幅度显著高于单一胁迫处理。(5)高强度复合胁迫组在 Per3 ~ Per4 阶段聚为单独一组，显著区别于单一胁迫，且 PSII 稳定性指标(F_v/F_m 和 RC/CSo)与光化学及电子传递参数呈正相关，而与 K 点相对可变荧光(V_k)和 J 点相对可变荧光(V_j)及 Y(NO) 显著负相关，表明 PSII 活性下降伴随着供体侧与受体侧电子传递受阻以及非调控能量耗散的增强。**【结论】**干旱、盐碱及复合胁迫均对沙棘幼苗的形态及光合系统造成不同程度的损伤，且复合胁迫影响最为严重。受到干旱或盐碱胁迫时，沙棘可以通过增加热耗散、启动光保护机制以抵御胁迫损害，但重度复合胁迫会造成不可逆的损伤。研究结果对木本植物逆境适应机制进行了补充，对干旱盐碱区生态修复树种选育具有参考价值。

关键词：沙棘；干旱胁迫；盐碱胁迫；复合胁迫；光合能力；逆境响应
中图分类号：Q945.78 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)01−0088−14
引文格式：曾子弘，张哲文，孙永江，等. 沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应 [J]. 北京林业大学学报，2026，48(1)：88−101. Zeng Zihong, Zhang Zhewen, Sun Yongjiang, et al. Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(1): 88−101.

Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress

Zeng Zihong[1] Zhang Zhewen[1] Sun Yongjiang[2] Dong Shubin[1] Yu Ruimin[1] Cheng Jin[1]
(1. School of Biological Sciences and Technology, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm, Innovation and Molecular Breeding, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

收稿日期: 2025−03−17 **修回日期:** 2025−04−25
基金项目: 国家重点研发计划(2023YFF1304204)，政府间科技创新国际合作项目(2019YFE0116500)，国家资助博士后研究人员计划 C 档(GZC20240116)。

第一作者: 曾子弘。主要研究方向：植物生长发育。Email：zengzh@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。
责任作者: 禹瑞敏，博士，讲师。主要研究方向：荒漠旱生林木和珍稀物种的起源和进化。Email：yurm0106@bjfu.edu.cn 地址：同上。程瑾，博士，教授。主要研究方向：荒漠旱生林木和兰科植物生物多样性、传粉和繁殖生态学，濒危植物保育生物学。Email：chengjin@bjfu.edu.cn 地址：同上。

本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: ［**Objective**］This study investigated the morphological and photosynthetic responses of the nationally certified cultivar ‘Shenqiu Hong’ of *Hippophae rhamnoides* under drought, saline-alkali, and combined drought-saline-alkali stresses. ［**Method**］One-year-old clonal seedlings were used as the experimental material. Natural water deficit control and gradient saline-alkali irrigation were applied to establish treatments with different soil volumetric water contents, different saline-alkali concentrations, and combined stresses. Morphological changes were observed and photosynthetic parameters were measured. ［**Result**］(1) Drought stress, saline-alkali stress, and their combined stress suppressed morphological performance and photosynthetic function in *H. rhamnoides* seedlings, with the combined stress exerting markedly stronger effects than either single stress. (2) The effects of single stress were minimal at early stages but intensified with increasing stress duration and severity, leading to declines in chlorophyll content (SPAD), electron transport rate (ETR), light-use efficiency (α), and the maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m). Under combined stress, SPAD, ETR, and F_v/F_m were markedly reduced, accompanied by a concurrent decrease in PSII reaction center density (RC/CSo), resulting in impaired electron transport and constrained light energy absorption and trapping. (3) Under drought stress or saline-alkali stress, seedlings predominantly maintained photosystem stability by enhancing regulated non-photochemical energy dissipation (Y(NPQ)). In contrast, during the late stage of severe combined stress, Y(NPQ) declined sharply while non-regulated energy dissipation (Y(NO)) increased substantially, ultimately leading to functional destabilization of the photosynthetic apparatus. (4) Combined drought-salinity stress markedly altered the energy flux organization of the thylakoid membrane. With increasing stress intensity, the absorbed energy flux (ABS/CSm), trapped energy flux (TRo/CSm), and electron transport flux (ETo/CSm) all declined substantially, with reductions significantly greater than those observed under single-stress treatments. (5) High-intensity combined stress treatments clustered independently at the Per3–Per4 stages, clearly separated from single-stress conditions. PSII stability indices (F_v/F_m, RC/CSo) showed strong positive correlations with photochemical performance and electron transport metrics, and significant negative correlations with V_k, V_j, and Y(NO), indicating that the decline in PSII activity is accompanied by impaired electron transport at both the donor and acceptor sides and by enhanced non-regulated energy dissipation. ［**Conclusion**］Morphological and photosynthetic damage in *H. rhamnoides* induced by combined stress are the most severe compared with individual drought or saline-alkali stresses. *H. rhamnoides* activates photoprotective mechanisms through enhanced thermal dissipation to mitigate stress damage under drought or saline-alkali conditions. However, these adaptions were compromised under combined stress, resulting in irreversible photodamage. The results enhance our understanding of stress adaptation in woody plants and serve as a reference for selecting and breeding tree species for ecological restoration in drought and saline-alkali regions.

Key words: *Hippophae rhamnoides*; drought stress; saline-alkali stress; combined stress; photosynthetic capacity; stress response

中国约一半的国土面积为干旱和半干旱地区，这些地区的植被长期面临干旱、盐碱、高温等多重非生物胁迫的制约[1]。在干旱条件下，土壤水分蒸发量大于降水量，导致水分向上迁移过程中携带的盐分（Na_2SO_4、NaCl、Na_2CO_3 和 $NaHCO_3$ 等）在土壤表层积聚，其中部分盐类如 Na_2CO_3 和 $NaHCO_3$ 的积累会导致土壤 pH 值增高，不断加剧土壤盐碱化[2]。我国西北地区为典型干旱盐碱土分布区[3]，孕育了沙棘（*Hippophae rhamnoides*）、梭梭（*Haloxylon ammodendron*）、沙蒿（*Artemisia desertorum*）、白刺（*Nitraria tangutorum*）、沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）等具有显著抗旱、抗盐碱特性的植物[4−5]。

植物长期生长在干旱或盐碱条件下会导致其光合速率显著降低、渗透失衡、引发离子毒害、营养亏缺等，造成代谢紊乱及不可逆转的损伤。光合系统是胁迫响应机制的核心部分，相关参数如叶绿素含量（SPAD）、光合反应能力、PSII 参数等是评估胁迫效应的重要指标[6−7]。油茶（*Camellia oleifera*）叶片的叶绿素含量随着干旱程度加剧呈现不同程度的降低，生长受到限制[8]。在单盐/碱梯度胁迫下，筐柳（*Salix*

linearistipularis)的净光合速率、气孔导度等参数出现浓度依赖抑制[9]。PSII 参数如最大光化学效率和潜在光化学效率、PSII 的量子效率、非调节性能量耗散和调节性能量耗散、非光化学猝灭、光化学猝灭系数和电子传递速率等，也能够解析植物在胁迫下的响应机制[10−12]。随着盐胁迫和混合盐碱胁迫的程度增加，玫瑰(*Rosa rugose*)[13]和裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)[14]的电子传递速率、潜在光化学效率均表现出下降趋势，且混合盐碱胁迫带来的影响更为严重。

植物受到 2 种及以上生物性或非生物性因子共同作用的现象称复合胁迫，其效应可能呈现中性、拮抗或协同特征[15]。紫花苜蓿(*Medicago sativa*)在返青阶段受到低温和干旱交互作用，低温可以提高苜蓿的抗旱能力[16]。盐和缺氧复合胁迫有利于柳属(*Salix*)根生物量的产生[17]。干旱和低氮胁迫以及涝渍和低氮胁迫均对玉米(*Zea mays*)具有协同效应，致使其叶绿素含量显著降低；干旱和涝渍复合胁迫却诱导玉米耐受性提升[18]。在同时面临干旱和铅胁迫时，侧柏(*Platycladus orientalis*)和国槐(*Styphnolobium japonicum*)主要受到干旱胁迫的影响，铅胁迫反而缓解了干旱带来的伤害[19]。

沙棘是一种兼具生态与经济功能的树种，广泛分布于我国三北及西南等地区，适应力极强，在干旱、盐碱、风沙、高温等不良环境下依然能正常生长[20−21]。同时它还具有食用与药用开发价值：叶中富含酚类，果实富含维生素 C 和具有抗炎、抗氧化和提高免疫力等功能的沙棘多糖[22−24]。沙棘目前在北方多省形成规模化种植，产生了较大的经济效益、生态效益和社会效益[25]。以实生选种法选育得到的无性系雌性品种‘深秋红’沙棘(*Hippophae rhamnoides* ‘Shenqiu Hong’)，具有果粒大、果实饱满、采摘成本低的优点[26]；其在干旱、寒冷、风沙以及微碱性和低盐等环境中表现良好[27−28]，且所含营养成分如类胡萝卜素、总黄酮、沙棘油等高于一般品种[29]。此外，相较于其他沙棘品种，‘深秋红’的光合能力更强，对高光照具有较高的适应能力，能够积累更多的光合产物[30−31]。因此，本研究拟选定国审良种(国 S-SV-HR-013-2018)‘深秋红’沙棘为研究材料，从形态和光合能力两个维度系统开展其在单一干旱、盐碱及干旱−盐碱复合胁迫下的生理响应研究，研究结果将进一步完善木本植物在干旱、盐碱及复合逆境条件下的响应机制理论，揭示其光合调节与形态学适应的潜在规律，为深入理解木本植物的抗逆生理基础提供新的科学证据。同时，该研究对于干旱盐碱区生态系统的植被恢复、树种优化配置以及沙棘优良品种的选育与推广应用具有重要的理论指导意义和实践参考价值。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究所用‘深秋红’沙棘 1 年生无性系扦插苗由山西省林业和草原科学院提供，并于 2023 年 5 月 8 日将 1 年生扦插苗移栽至混合基质($V_{营养土}$∶$V_{沙土}$ = 1∶2)的花盆中，每盆 1 株。移栽并修剪后 1 周内观察成活情况，后续 2 个多月的养护期间，每月施用 1 次 1/4 浓度的标准 Hoagland 营养液。待缓苗结束后，挑选出生长状况良好、出枝条数相近的沙棘幼苗 130 株用于试验。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

2023 年 7 月 16 日于北京林业大学三顷园苗圃温室进行胁迫处理实验。使用土壤水分仪(ATP1AS)测得混合基质的最大土壤体积含水量约为 38% 时，设计胁迫处理水平。其中，干旱胁迫设定 2 个梯度：中度干旱(D1)和重度干旱(D2)，分别对应最大土壤体积含水量的 45% ~ 55% 和 25% ~ 35%。盐碱胁迫则设定 3 个不同浓度梯度：低度盐碱(S1)、中度盐碱(S2)和重度盐碱(S3)，对应的混合盐碱溶液(Na_2SO_4∶NaCl∶Na_2CO_3∶$NaHCO_3$ = 9∶9∶1∶1)的质量浓度分别为 3、6 和 9 g/L。对照组(CK)进行正常水肥管理，土壤含水量保持在最大土壤体积含水量的 75% ~ 85%，不做盐碱处理。将幼苗随机分为 12 个组别，每组重复 6 次，具体处理方法详见表 1。

以高速连续激发式荧光仪 Pocket PEA(Hansatech，英国)测定的沙棘叶片中最大光化学效率(F_v/F_m)为指标，结合胁迫程度最严重的重度干旱−重度盐碱复合(D2S3)胁迫的植株形态，将胁迫实验分为 4 个时期[32]。其中，将胁迫处理开始当天记作第 1 时期(Per1)，此时 D2S3 的 $F_v/F_m \geqslant 0.8$；胁迫至第 25 天

表 1 胁迫实验设计

Tab. 1 Design of stress experiment

干旱胁迫水平	盐碱胁迫水平/(g·L^{-1})			
	0(CK)	3(S1)	6(S2)	9(S3)
75% ~ 85%(CK)	CK	S1	S2	S3
45% ~ 55%(D1)	D1	D1S1	D1S2	D1S3
25% ~ 35%(D2)	D2	D2S1	D2S2	D2S3

注：干旱胁迫水平的数据为最大土壤体积含水量的占比。CK为对照组；S1为低度盐碱胁迫；S2为中度盐碱胁迫；S3为重度盐碱胁迫；D1为中度干旱胁迫；D2为重度干旱胁迫；D1S1为中度干旱−低度盐碱复合胁迫；D2S1为重度干旱−低度盐碱复合胁迫；D1S2为中度干旱−中度盐碱复合胁迫；D2S2为重度干旱−中度盐碱复合胁迫；D1S3为中度干旱−重度盐碱复合胁迫；D2S3为重度干旱−重度盐碱复合胁迫。下同。

记作第 2 时期(Per2),此时 D2S3 的 F_v/F_m 处于 0.7～0.8 之间;胁迫至第 40 天记作第 3 时期(Per3),此时 D2S3 的 F_v/F_m < 0.7,植株已濒临死亡;继续胁迫至第 55 天记作第 4 时期(Per4)。

1.2.2　形态观察及光合相关指标测定

为探究各胁迫处理对沙棘形态和叶绿素含量的影响,本研究记录了各胁迫处理下 Per1、Per2、Per3 和 Per4 时期的幼苗形态特征,并使用便携式叶绿素测定仪(SPAD-502,Konica,日本)测定枝条中上部叶片的相对叶绿素含量(SPAD),每个处理重复测定 6 次后取平均值。

使用调制叶绿素荧光仪(PAM-2500,Walz,德国)测定快速光曲线(RLC)以及非光化学猝灭(NPQ)、光化学猝灭系数(qP)和调节性能量耗散(Y(NPQ))和非调节性能量耗散(Y(NO))等参数,以解析不同胁迫下沙棘 PSII 的运行状态和光保护策略。分别在 4 个不同时期上午 09:00—11:00,选取每个处理组 3 株长势一致的沙棘苗,每株测量 2 片朝向相同且无病虫害的中上部成熟叶片,设置光合有效辐射强度(PAR)的梯度为 0、38、108、205、370、626、988、1 393 μmol/(m^2·s),每个光强持续时间为 20 s,并计算相应的电子传递速率(ETR)、光能利用效率(α)和半饱和光强(I_k)[33]。

测定 RLC 后,立即对同一植株叶片进行 30 min 的暗适应,并采用高速连续激发式荧光仪(Pocket PEA,Hansatech,英国)测定光合作用原初反应过程,并获取其快速叶绿素荧光参数,每个处理组重复 5 次。依据测定数据计算初始荧光反应中心密度(RC/CSo)、K 点相对可变荧光(V_k)和 J 点相对可变荧光(V_j)值,绘制快速叶绿素荧光诱导动力学(OJIP)曲线。通过上述参数与 OJIP 曲线,评估 PSII 反应中心的功能完整性,能量吸收与传递效率,以及从供体侧到受体侧的电子传递状态。

1.2.3　沙棘的类囊体膜光合流动模型

本研究基于 Per4 时期 OJIP 曲线计算获得 JIP-test 参数[34],采用 Biolyzerhp3 软件构建沙棘叶片类囊体膜光合能量流动模型。该模型以单位反应中心或单位样本横截面积为基础,对单位吸收光能(ABS)在 PSII 内部的吸收、捕获、电子传递及能量耗散过程进行可视化与定量描述。

1.2.4　聚类和相关性分析

对 11 个胁迫处理和 CK 在 4 个时期上述测得的主要生理指标数据进行多元统计分析。采用层次聚类分析并绘制热图,以展示不同生理指标及处理样本之间的相似性;同时通过皮尔逊相关分析,对各生理指标之间的相关关系进行统计评估。

1.3　数据分析

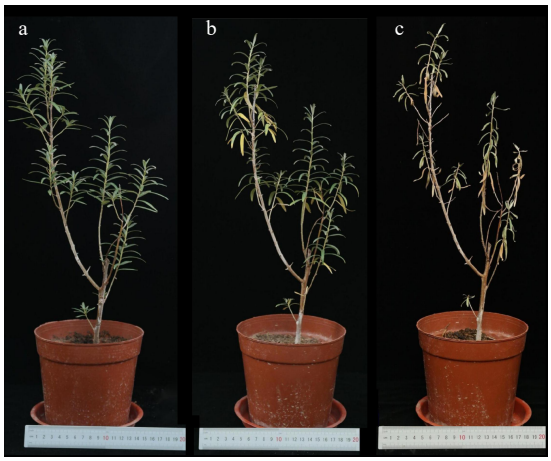
为比较不同胁迫处理对各项生理指标的效应,使用 SPSS 27.0 对数据进行统计学分析。采用单因素方差分析(ANOVA)检验组间总体差异,邓肯(Duncan)法进行多重比较,以确定具体处理组间的显著性差异。使用 OriginPro 2021 进行绘图和快速光曲线的拟合。

2　结果与分析

2.1　胁迫诱导的形态损伤特征及叶绿素相对含量分析

随胁迫时间延长,沙棘的形态损伤逐步加剧,且复合胁迫下形态损伤更严重。在胁迫初期(Per2),单一干旱或单一盐碱处理已引起叶片卷曲与枯边,而复合胁迫组约 30% 植株出现可见胁迫症状;至 Per3 时期,复合胁迫组近 50% 的叶片出现萎蔫的情况;至 Per4 时期,复合胁迫组多数枝条枯死甚至整株死亡。以胁迫强度最高的重 D2S3 为例:Per1 时期沙棘幼苗整体形态正常,未观察到明显胁迫症状(图 1a);至 Per2 时期,叶片开始出现不同程度的黄化及叶缘枯焦现象,胁迫效应初步显现(图 1b);至 Per3 时期,植株萎蔫程度显著加重,并伴随部分叶片脱落(图 1c);至 Per4 时期,幼苗枝条发生明显枯死,整体生长状态严重受损,重度复合胁迫已对植株造成强烈形态损伤。

沙棘在单一干旱、盐碱和复合胁迫下的相对叶绿素含量 SPAD 值随胁迫强度与时间增加整体呈下降趋势。单一胁迫下,S2、S3、D1、D2 胁迫组 SPAD 在 Per2、Per3 与 Per4 时期较 CK 分别显著降低,其中均为 Per4 时期下降幅度最大(图 2a,2b)。复合胁迫下,SPAD 降幅更为显著且持续,尤以 Per4 时期为



a. Per1,胁迫 0 d;b. Per2,胁迫 25 d;c. Per3,胁迫 40 d。

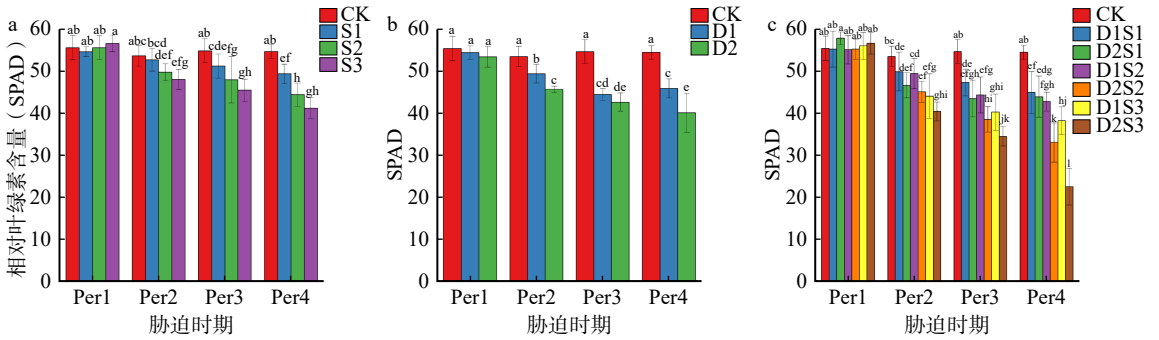
图 1　重度干旱–重度盐碱复合胁迫下沙棘的形态变化

Fig. 1　Morphological changes of *H. rhamnoides* under heavy drought and heavy saline-alkaline combined stress

甚，其中 D2S3 处理较 CK 降幅达 58.66%。此外，在复合胁迫下，相较于 D1S2，D2S1 中 SPAD 下降的幅度更显著，暗示着干旱因子的影响大于盐碱，干旱在复合胁迫中起主导作用，二者协同显著抑制叶片叶绿素的合成与稳定(图 2c)。以上结果表明，沙棘在干旱−盐碱复合胁迫下形态与生理损伤均随胁迫时间递进、程度叠加而加剧，其中干旱因子主导了复合胁迫的生理抑制效应。

2.2 不同胁迫对快速光曲线的影响

在快速光响应曲线(RLC)分析中，对照组沙棘的电子传递速率(ETR)随光合有效辐射(PAR)增强持续上升，而胁迫组上升趋势明显减缓，复合胁迫的抑制效应最为显著(图 3a ~ c)。除 D1S1 胁迫组外，各组 ETR 在 PAR 达到约 205 μmol/(m²·s)时增速开始减缓，其中 D2S3 胁迫组的光响应曲线几近水平，表明其光能利用能力已严重受损。



不同小写字母表示同一时期不同处理组之间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 2 沙棘不同胁迫处理下的相对叶绿素含量

Fig. 2 SPAD of *H. rhamnoides* under different stress conditions

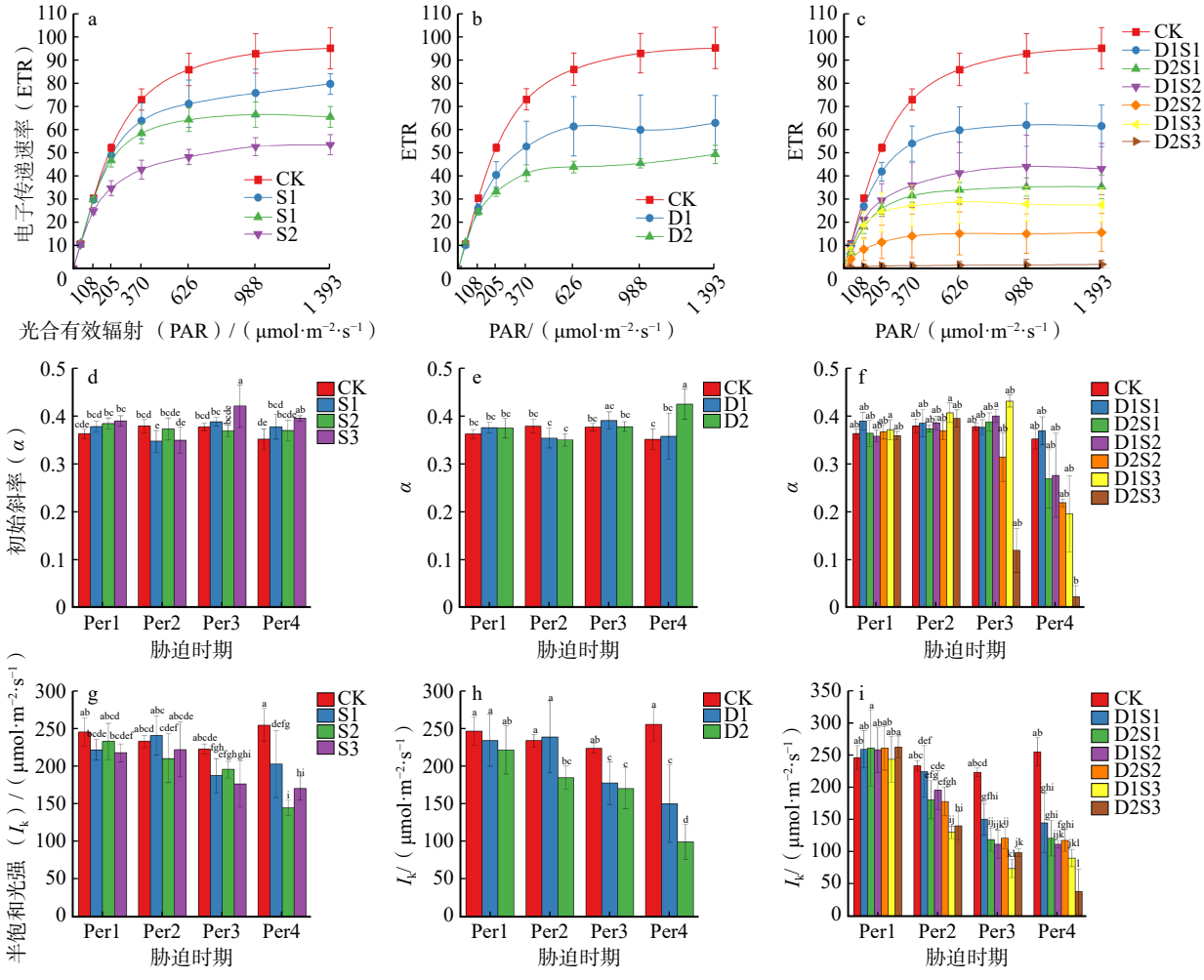


图 3 沙棘不同胁迫下的快速光曲线及相关参数变化

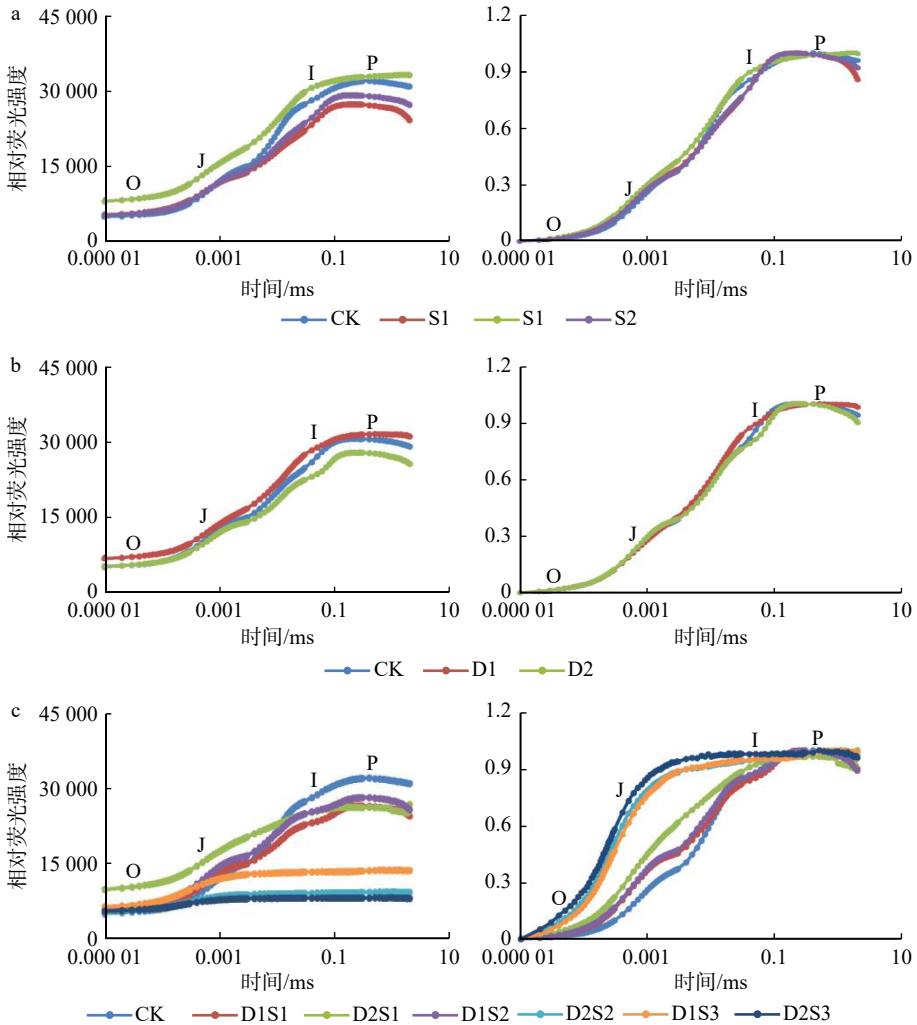
Fig. 3 Changes of rapid light curve and related parameters under different stress conditions for *H. rhamnoides*

对 RLC 的拟合参数分析发现，光能利用效率(α)的变化呈现与胁迫类型与时间的依赖性。单一胁迫下，仅 Per2 时期的 S1，Per3 和 Per4 时期的 S3，Per4 时期的 D2 胁迫组的 α 较 CK 显著下降。而在复合胁迫下，α 整体上表现为先上升后下降的动态模式，D1S2、D1S3 和 D2S1 组 α 在 Per3 时期前上升，至 Per4 下降；而 D2S2 和 D2S3 组 α 则在 Per2 时期达到峰值后，自 Per3 持续降低(图 3d ~ f)。上述结果表明，沙棘通过短暂提升光能利用效率来响应轻度或短期复合胁迫，但随胁迫加剧与时间延长，抑制效应逐渐增加，导致光能转化效率显著下降。

本研究进一步基于 RLC 计算半饱和光强(I_k)，结果(图 3g ~ i)显示，对照组的 I_k 值始终在 200 ~ 300 μmol/(m^2·s)范围内。在单一胁迫下，随着胁迫时间延长，除 S1 外，其他胁迫组的 I_k 总体呈下降趋势，表明其光合系统的光饱和阈值降低，在高光强下维持光化学效率的能力减弱。胁迫至 Per3 与 Per4 时期，除 S2 外，其余单一胁迫和复合胁迫组的 I_k 均显著低于 CK($P < 0.05$)。值得注意的是，在相同盐碱水平下，D1S2 组的 I_k 下降幅度在 Per2 ~ Per4 时期大于 D2S2 组，重度干旱较中度干旱反而减缓了 I_k 的下降速率。这一结果暗示着重度干旱可能影响沙棘在盐碱胁迫下的光适应调节方式，从而导致 I_k 动态变化模式的差异。

2.3　快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

在单一盐碱或单一干旱胁迫下，沙棘幼苗各个处理组的原始 OJIP 曲线与 CK 基本一致(图 4a、b 左)，O—J—I—P 各相位均保持完整，仅在标准化曲线中表现为 I—P 阶段荧光上升速率略有减缓(图 4a、b 右)，暗示着 PSII 受体侧下游电子传递效率出现轻度下降。相比之下，复合胁迫显著改变了 OJIP 动力学特征(图 4c)。在原始曲线中，各复合胁迫处理在 I 点和 P 点的荧光强度均低于 CK，且随胁迫强度增加呈持续下降趋势。其中，D2S2、D1S3 和 D2S3 处理在 J—P 阶段荧光基本没有明显上升，最大荧光水平显著降低，这表明 PSII 受体侧电子传递链在初级醌



每个图中，左边图为原始 OJIP 曲线，右边图为 OJIP 标准化曲线

图 4　Per4 时期不同胁迫条件对沙棘叶片快速叶绿素荧光曲线的影响

Fig. 4　Effects of different stress conditions on OJIP curve of *H. rhamnoides* in Per4

受体(QA)至后续电子库(PQ)库的传递环节受到严重阻碍，导致还原力积累和电子输出效率大幅下降。

为进一步量化 OJIP 曲线关键相位的变化，对反映 PSII 供体侧氧释放复合体状态的 K 点相对可变荧光(V_k)，以及可以表征初级电子受体向次级电子受体传递受限程度的 J 点相对可变荧光(V_j)在 4 个胁迫时期的动态变化进行分析。结果显示，V_k 和 V_j 在各胁迫处理中整体随胁迫时间延长而逐步升高(图 5)。单一干旱或单一盐碱胁迫下，V_k 和 V_j 的变化幅度较小；相比之下，复合胁迫显著放大了二者的升高幅度，其中 D2S2、D1S3 和 D2S3 处理在 Per3 时期相较 CK 显著升高，并在 Per4 时期进一步加剧。OJIP 曲线形态变化与 V_k、V_j 参数结果一致表明，复合胁迫随着时间和强度的累积，既削弱了 PSII 供体侧的电子供给能力，又加剧了受体侧电子传递受阻，从而导致 PSII 整体电子传递链的功能完整性显著下降。

2.4 不同胁迫下沙棘 PSII 功能与光能分配响应

沙棘 PSII 的 F_v/F_m 和 RC/CSo 在不同胁迫条件下呈现明显差异(图 6)。在单一盐碱或单一干旱胁迫下，叶片 F_v/F_m 和 RC/CSo 在各胁迫时期整体保持稳定，说明单一胁迫对 PSII 活性的影响相对有限(图 6a、b、d、e)。相比之下，干旱−盐碱复合胁迫显著抑制了 PSII 活性(图 6c、f)。在 Per3 时，D2S2、D1S3 和 D2S3 等复合胁迫处理的 F_v/F_m 和 RC/CSo 较 CK 明显降低；至 Per4 时，下降幅度进一步加大。这表明高强度复合胁迫对 PSII 反应中心密度及最大光化学效率产生严重影响。

沙棘叶片的光能分配策略亦随胁迫发生变化。单一胁迫条件下，Y(NPQ) 随胁迫时间和强度大多呈现一定的升高趋势，而 Y(NO) 变化相对不明显(图 6g、h、j、k)。复合胁迫条件下，D2S2、D1S3、D2S1 和 D2S3 处理组的 Y(NPQ) 在 Per3 达到较高水平，并在 Per4 显著下降(图 6i)。与此同时，复合胁迫组在 Per1 ~ Per3 时期的 Y(NO) 均低于 CK，但在 Per4 时期的中、重度复合胁迫下 Y(NO) 显著升高，其中 D1S3、D2S2 和 D2S3 相较于 CK 分别上升了 86.61%、130.74% 和 228.32%(图 6l)。这表明 PSII 在强烈复合胁迫下增强了非调节性能量耗散，降低了可调节能量耗散，植株已丧失通过热耗散安全消耗过剩光能的能力。

2.5 沙棘的类囊体膜光合流动特征

类囊体膜光合能量流动模型表明，沙棘叶片 PSII 能量分配对干旱、盐碱及其复合胁迫具有显著差异响应(图 7)。与 CK 相比，单一干旱或单一盐碱胁迫下，单位面积类囊体膜的吸收能量通量(ABS/

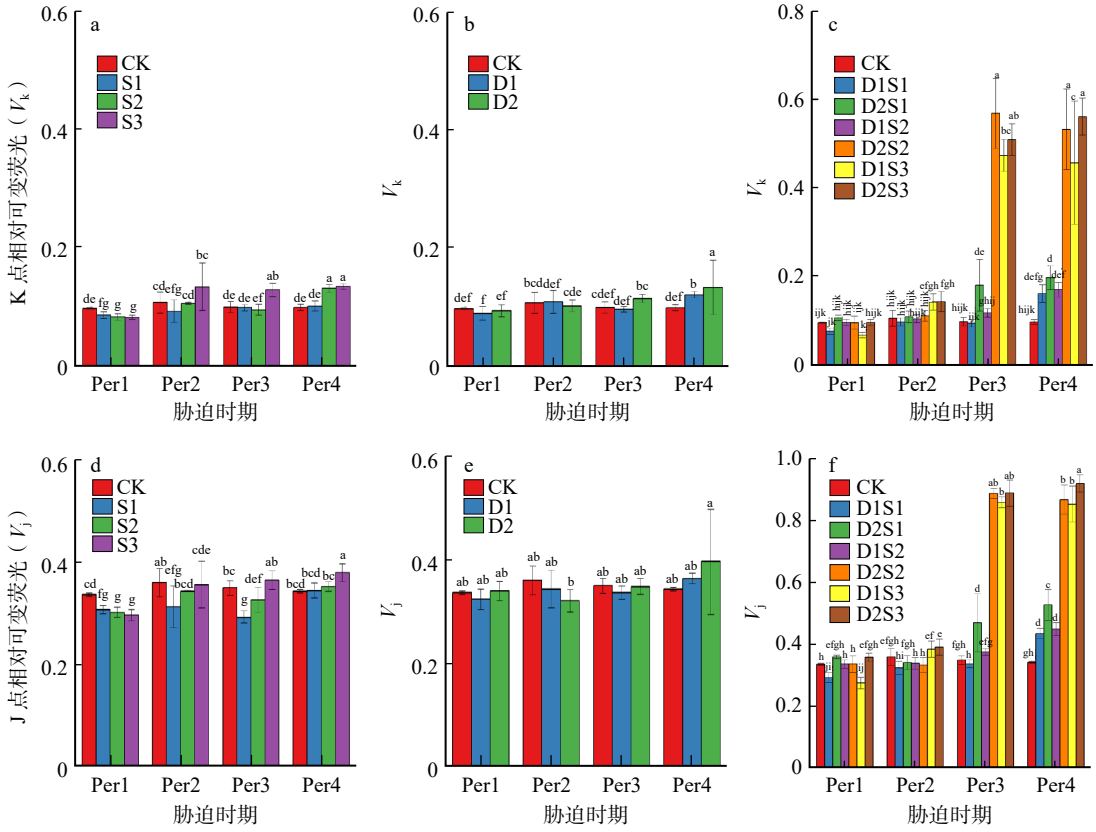


图 5 沙棘不同胁迫条件下的 K 点和 J 点相对可变荧光变化

Fig. 5 Changes of V_k and V_j under different stress conditions in *H. rhamnoides*

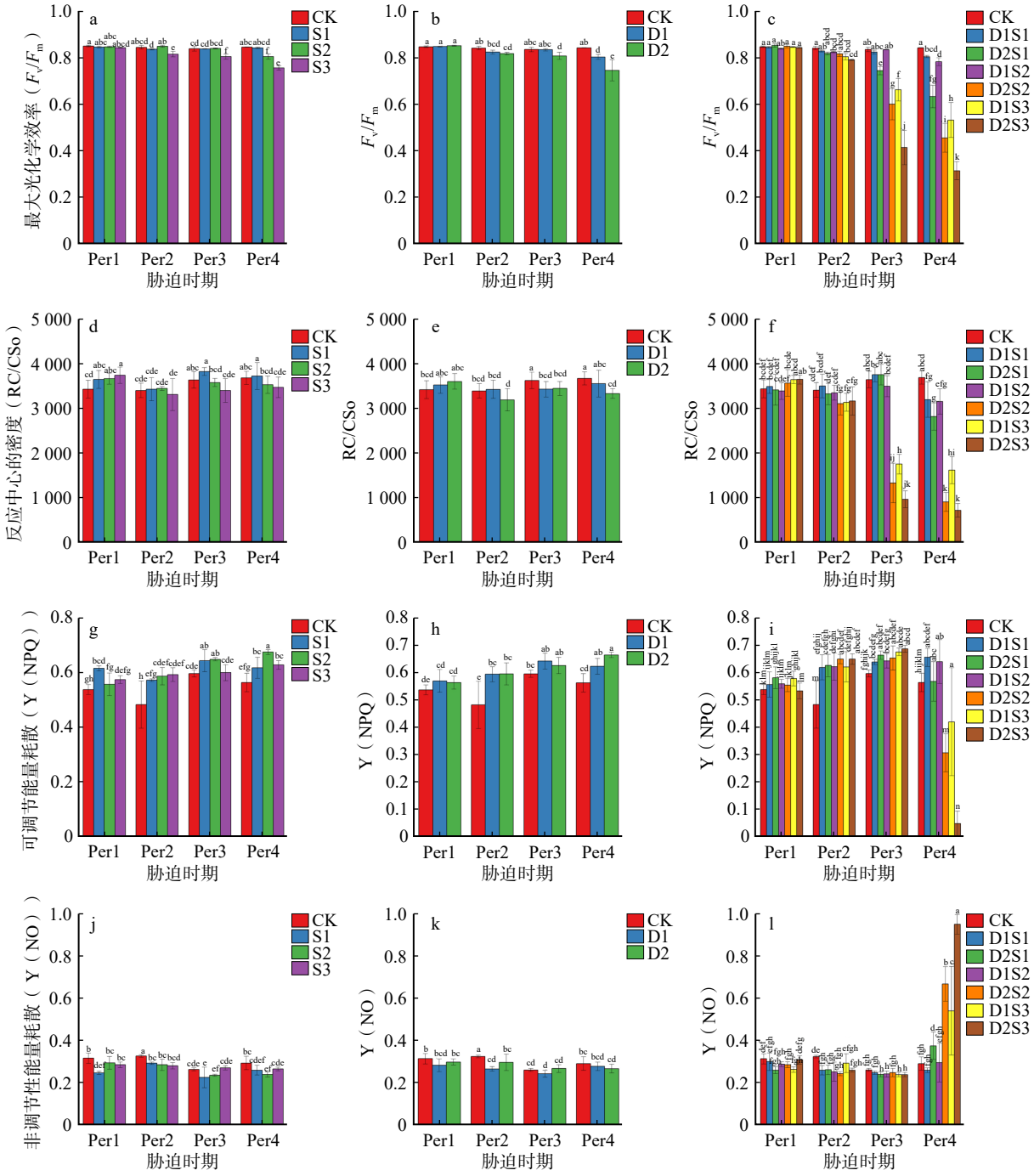


图 6　沙棘不同胁迫条件下 PSII 相关参数变化

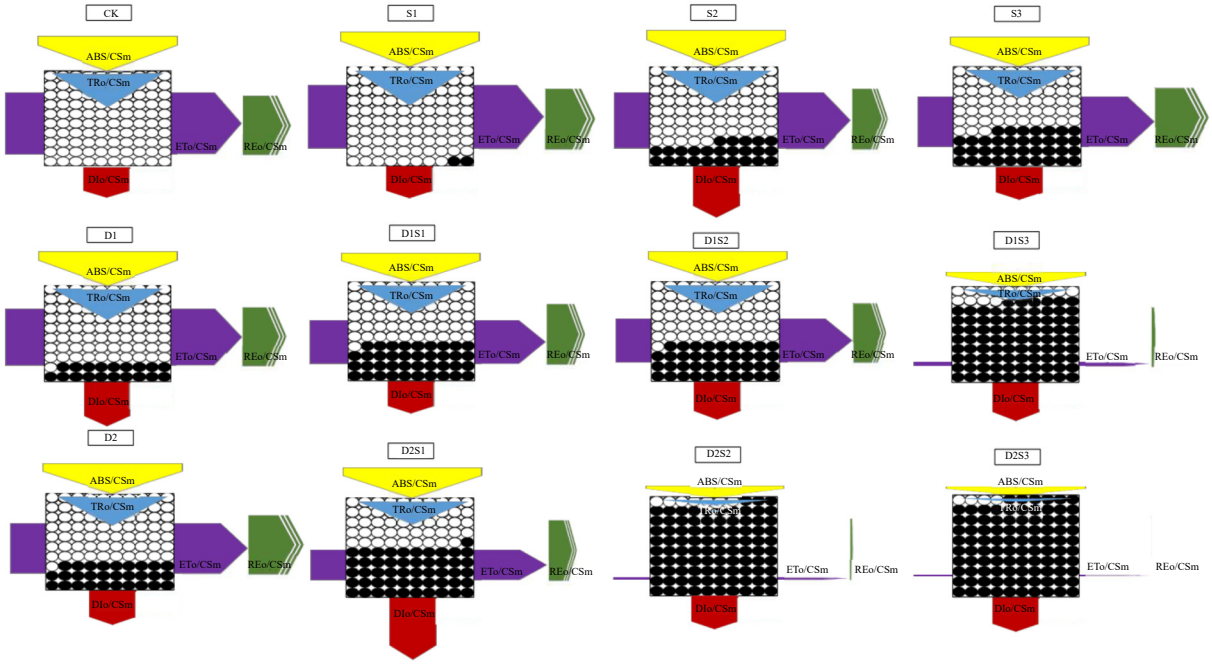
Fig. 6　Changes of PSII-related parameters under different stress conditions for *H. rhamnoides*

CSm)和捕获能量通量(TRo/CSm)整体变化较小，仅在重度处理组(D2 和 S3)中出现一定程度下降，说明单一胁迫对 PSII 天线吸收和能量捕获能力的影响相对有限。复合胁迫显著改变了类囊体膜能量流动结构，随着复合胁迫强度增加，ABS/CSm、TRo/CSm 及电子传递通量(ETo/CSm)均明显降低，且下降幅度显著高于单一胁迫处理。其中，D2S2、D1S3 和 D2S3 处理抑制效应最为明显，反映了 PSII 反应中心数量减少及整体电子传递能力显著受限。

同时，单位面积类囊体膜上的热耗散能量通量(DIo/CSm)在中度复合胁迫组 D2S1 增加到最大值，而在重度复合胁迫组 D2S2 和 D2S3 明显降低。总体来看，复合胁迫条件下沙棘 PSII 的能量吸收、激发能捕获、电子传递及热耗散过程均发生不同程度受限，且随胁迫强度增强而加剧。这种多环节能量流动受损与光合功能显著下降高度一致。

2.6　不同胁迫水平与处理时期的聚类与相关性分析

基于 12 项光合生理指标的聚类分析显示，不同胁迫处理在时间尺度上呈现出明显的分组特征(图 8)。CK 与 Per1 时期各胁迫处理组聚成一组，表



ABS/CSm. 吸收能量通量；TRo/CSm. 捕获能量通量；ETo/CSm. 电子传递通量；DIo/CSm. 热耗散能量通量；REo/CSm. 还原末端电子通量

图 7 不同胁迫条件下沙棘叶片类囊体膜光合能量流动模型

Fig. 7 Model of photosynthetic energy flow under different stress conditions in leaf thylakoid membrane of *H. rhamnoides*

明胁迫初期沙棘光合系统整体维持相对稳定状态。随着胁迫时间延长，单一干旱或单一盐碱胁迫的中、后期处理组与 Per2 时期的中度复合胁迫组聚为一类。相比之下，高强度复合胁迫处理组（D1S3、D2S2 和 D2S3）在 Per3 ~ Per4 时期明显聚为独立一组，与其他处理区分明显，表明该阶段沙棘光合系统的整体功能状态发生明显转变，其光合生理响应特征明显区别于其他胁迫处理。

相关性分析发现：PSII 功能稳定性指标 F_v/F_m 和 RC/CSo 与 Y(NPQ)、NPQ、qP、ETR、SPAD、I_k 及 α 呈正相关，而与 Y(NO)、V_k 和 V_j 呈负相关，表明 PSII 活性下降伴随着供体侧与受体侧电子传递受阻以及非调控能量耗散的增强。光保护相关参数 Y(NPQ) 与 NPQ 高度正相关（r 为 0.94），且二者均与 Y(NO) 显著负相关（r 分别为−0.96 和−0.90），反映了调节性能量耗散与非调节耗散之间存在明显的动态权衡关系。此外，I_k 与 NPQ、Y(NPQ)的相关性较弱，表明 PSII 的光适应特征与调节性能量耗散不存在线性关联（图 9）。

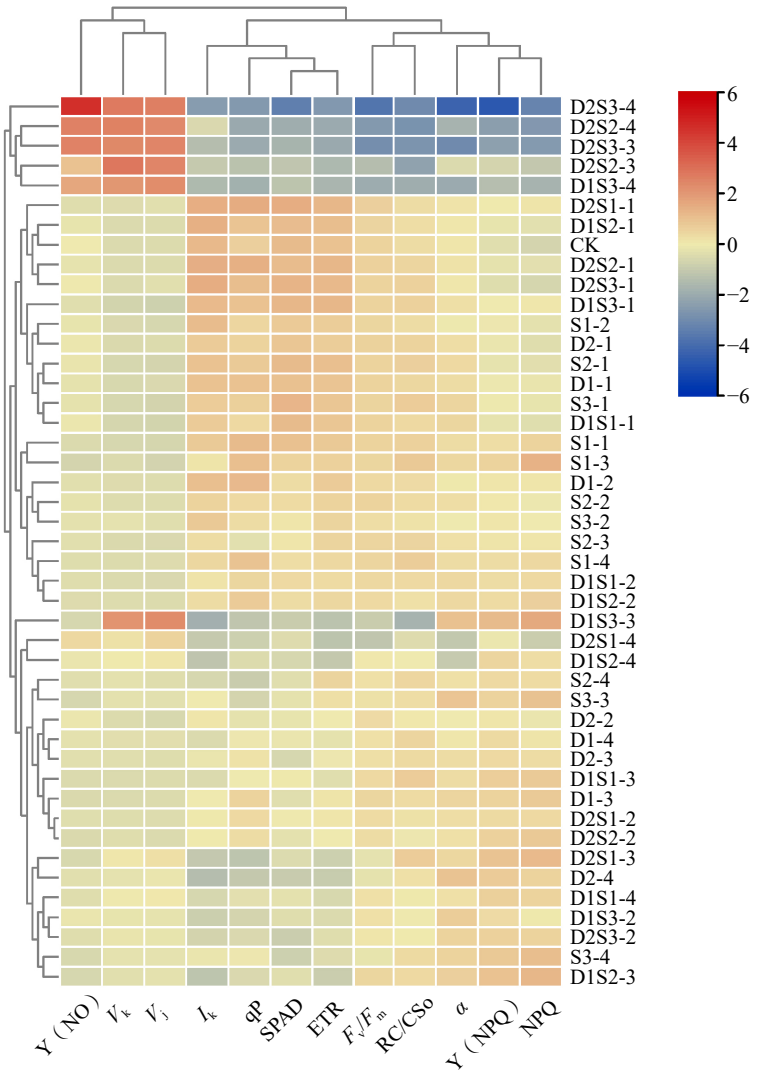
3 讨 论

干旱与盐碱在干旱半干旱区高度共存，复合胁迫成为限制荒漠化地区植被恢复与经济林可持续利用的关键环境因素。沙棘兼具固氮、耐贫瘠和改良土壤等生态功能，是干旱盐碱区生态修复与产业化应用的重要树种。然而，现有研究多集中于单一胁迫条件，对干旱与盐碱复合情景下光系统能量分配、电子传递受限环节及光保护阈值的阶段性变化缺乏系统解析。本研究以已推广的国家审定良种‘深秋红’为材料，整合形态、生理及多尺度叶绿素荧光参数，系统揭示了单一与复合胁迫下沙棘光合系统的响应途径，为理解木本植物复合逆境适应机制及抗逆评价指标构建提供了实证依据。

3.1 干旱、盐碱及复合胁迫对沙棘生长与光合系统功能的影响

随着胁迫时间延长与强度增强，沙棘植株由轻微卷曲逐步变为枯边、萎蔫和老叶脱落，SPAD 值持续下降，叶绿素合成与稳态显著受扰。该过程体现出胁迫时间−强度的协同效应，复合胁迫更是增加了植物生理损伤程度。研究表明：较强的单盐或单碱胁迫可显著抑制沙棘的正常生长[35]；重度干旱会导致油松（*Pinus tabuliformis*）的光合能力衰退，增加植株死亡风险[36]，这与沙棘属其他物种[37]在干旱胁迫下叶绿素下降的模式相符。

快速光响应曲线进一步揭示了沙棘光合调节策略的阶段性变化。中度胁迫条件下，α 短暂升高，说明植株可通过状态转变与碳同化调节来提升弱光区能量利用，以实现对初期胁迫的补偿。然而，随着复合胁迫加剧，α 值显著下降，表明光能转化效率受损，反映出光合系统的限制机制已从早期的调节性保护补偿，逐步转变为光化学反应中心本身的功能性损伤。同时，半饱和光强 I_k 随胁迫增强而下降，表明强



各胁迫水平组缩写后的“−1”、“−2”、“−3”与“−4”分别对应 Per1、Per2、Per3 与 Per4 时期。

图 8　沙棘各样品和生理指标的聚类热图

Fig. 8　Clustered thermogram of samples and physiological indexes of *H. rhamnoides*

光耐受与电子再氧化能力减弱。尽管研究[38]报道‘深秋红’的光饱和点高于中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*),但该优势在胁迫下被显著削弱。这种模式与朱槿(*Hibiscus rosa-sinensis*)在干旱胁迫下的光响应一致[39],也与北方冬小麦(*Triticum aestivum*)[40]、鸡冠花(*Celosia cristata*)[41]多种非生物胁迫下 I_k 下降的现象一致。

3.2　干旱−盐碱复合胁迫下 PSII 功能衰退的多层级协同机制

PSII 作为光合作用的关键组成部分,负责光能的吸收,并将光能转化为化学能,其活性状态可通过叶绿素荧光信号的强度反映。本研究表明,在单一干旱或盐碱胁迫条件下,F_v/F_m 与 RC/CSo 整体保持相对稳定,仅在胁迫后期出现轻微下降,说明沙棘对单一胁迫具有一定的功能缓冲能力。然而,在干旱−盐碱复合胁迫下,尤其是中、重度处理,F_v/F_m 与 RC/CSo 在 Per3 时期显著下降,并在 Per4 阶段急剧降低,表明 PSII 反应中心密度及最大光化学效率受到严重抑制,光系统稳定性明显下降,光抑制风险显著增强。

OJIP 动力学进一步揭示了复合胁迫下 PSII 功能损伤的内在机制。复合胁迫显著降低 I—P 相位荧光强度,同时 V_k 和 V_j 随胁迫强度和时间显著升高,表明 PSII 供体侧放氧复合体活性受损,且初级醌受体—次级醌受体间的电子传递过程同步受阻。这种供体侧与受体侧“双侧受限”的特征在重度复合胁迫中尤为突出,导致电子传递链整体还原受阻,是 PSII 功能快速衰退的重要原因,该结果与水稻(*Oryza sativa*)幼苗在类似胁迫条件下的研究结果一致[42]。

在此基础上,复合胁迫还显著影响了 PSII 的能量分配与光保护过程。中、重度复合胁迫后期,Y(NPQ)明显下降,而 Y(NO)急剧升高,表明调节性能量耗散能力减弱,非调节性能量耗散占主导,过量激发能难以被有效消耗,从而增加了 PSII 的损伤风险。同

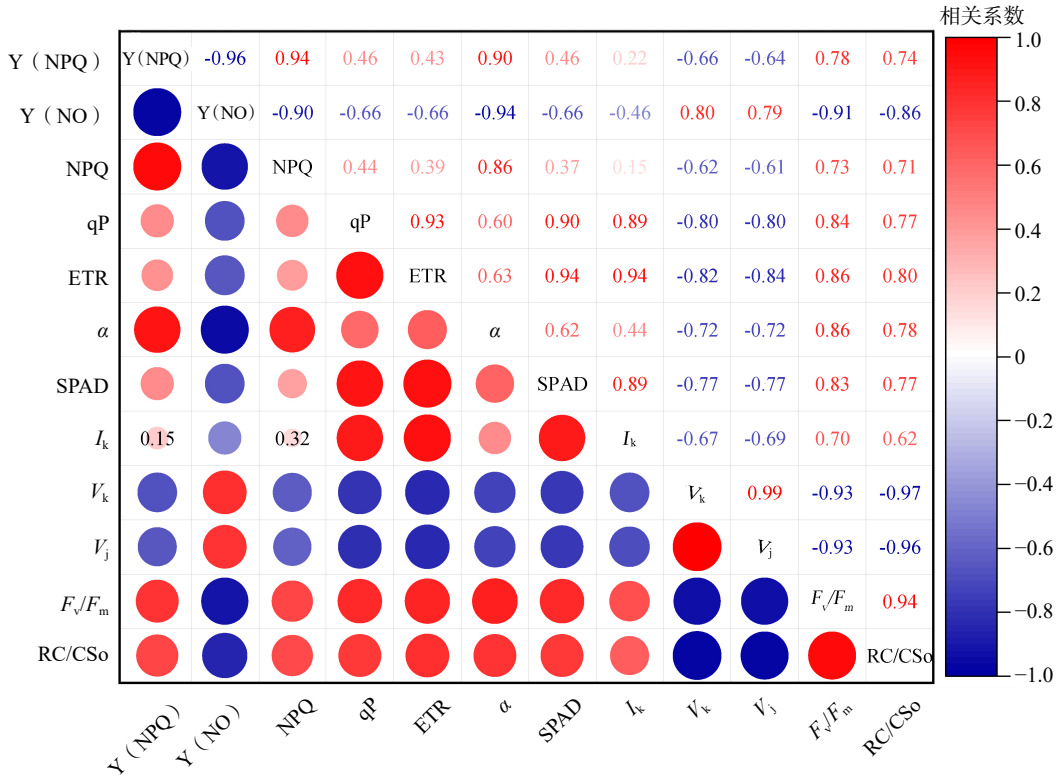


图 9 沙棘各胁迫生理指标相关性分析

Fig. 9 Correlation analysis of various stress-related physiological indexes in *H. rhamnoides*

时，随着复合胁迫强度增加，ABS/CSm、TRo/CSm 与 ETo/CSm 的同步下降表明，光能吸收、激发能捕获及电子输出等多个环节均受到抑制。相关性与聚类分析进一步显示 F_v/F_m 和 RC/CSo 与 Y(NPQ)、NPQ、ETR 呈显著正相关，而与 Y(NO)、V_k 和 V_j 呈负相关，并且高强度复合胁迫处理在 Per3 ~ Per4 阶段聚成一组，反映出 PSII 光化学效率下降、电子传递受阻及光保护失效具有高度同步性。

值得注意的是，轻度或短期复合胁迫在一定程度上可暂时维持甚至提高光能利用效率，但随着胁迫强度和持续时间的增加，沙棘 PSII 的光能转化效率及光系统稳定性持续下降，表明其短期适应能力有限，长期高强度复合胁迫将导致 PSII 功能、电子传递与光保护系统的协同失效。总体而言，干旱–盐碱复合胁迫下沙棘 PSII 的功能衰退并非源于单一环节受损，而是由反应中心活性、电子传递效率及能量耗散调控多层级协同受限所致，这一认识为抗逆性评价与耐逆品种筛选提供了重要的生理依据。

4 结 论

本研究针对“干旱与盐碱复合逆境已成为干旱区植被退化与沙棘优良品种推广的关键限制”这一问题，以国家审定良种‘深秋红’1 年生无性系幼苗为材料，利用自然控水与盐碱梯度浇灌，结合形态观测、快速光响应曲线与 OJIP 叶绿素荧光分析，系统评估单一干旱、单一盐碱及复合胁迫下的生长与光合响应。研究得到以下结论。

（1）随胁迫强度与时间增加，沙棘形态损伤逐步加剧，SPAD 显著下降。快速光响应曲线显示复合胁迫下 α 先升后降，I_k 整体下降，表明弱光利用能力短期补偿而强光耐受能力持续削弱，总体变化幅度为复合 > 干旱 > 盐碱。

（2）在单一干旱或单一盐碱胁迫条件下，PSII 活性指标整体保持相对稳定，且 Y(NPQ) 的升高表明光保护机制能够有效缓冲环境胁迫。然而，干旱–盐碱复合胁迫显著抑制 PSII 功能，高强度复合胁迫下 F_v/F_m 和 RC/CSo 急剧下降，光能吸收、电子传递及调节性能量耗散能力同步受损，暗示着 PSII 发生明显光抑制，单一光保护机制已难以维持光系统稳定。

（3）OJIP 动力学及能量流动分析进一步揭示了复合胁迫导致 PSII 功能失稳的关键机制。随着胁迫时间延长和强度增强，V_k 和 V_j 显著升高，表明 PSII 供体侧放氧复合体活性下降，反应中心活性持续降低。同时，复合胁迫显著改变了类囊体膜能量流动结构，ABS/CSm、TRo/CSm 及 ETo/CSm 随胁迫强度增加明显下降，且降幅显著高于单一胁迫处理，说明光能吸收、激发能捕获及电子输出等多个环节受到协同抑制。

(4)聚类分析显示不同胁迫处理在时间尺度上呈现清晰分组特征，高强度复合胁迫在中后期(Per3～Per4)聚成一组，显著区别于单一胁迫与早期处理。相关性分析进一步表明，PSII 功能稳定性指标 F_v/F_m 和 RC/CSo 与 Y(NPQ)、NPQ 及 ETR 等呈显著正相关，而与 V_k、V_j 及 Y(NO)显著负相关，揭示了复合胁迫下 PSII 活性衰退与电子传递受限及能量耗散失衡之间的内在关联。

综上所述，干旱–盐碱复合胁迫通过时间与强度的累积效应，引发 PSII 反应中心活性下降、电子传递双侧受限及能量分配失衡，导致光保护机制失效和光系统功能整体失稳，其破坏效应显著强于单一胁迫。本研究从光合生理与能量调控层面阐明了沙棘在干旱–盐碱复合逆境下的 PSII 响应机制，为干旱区盐碱化环境中沙棘抗逆性精准评价、耐逆品种筛选及适生栽培技术优化提供了可靠的生理指标和理论依据。未来研究可结合叶绿体结构特征及关键光系统蛋白的调控，进一步解析干旱–盐碱复合胁迫下 PSII 损伤与修复的机制基础。

参　考　文　献

[1] 崔晓涛. 新西伯利亚银白杨耐干旱和耐盐碱能力研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
Cui X T. Salinie-alkali and drought tolerance of *Populus bachofenii* × *P. pyramidalis* ROZ[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2009.

[2] Mohsenian Y, Roosta H R, Karimi H R, et al. Investigation of the ameliorating effects of eggplant, datura, orange nightshade, local Iranian tobacco, and field tomato as rootstocks on alkali stress in tomato plants [J]. Photosynthetica, 2012, 50(3): 411−421.

[3] 杨劲松, 姚荣江. 我国盐碱地的治理与农业高效利用 [J]. 中国科学院院刊, 2015, 30(1): 417−425.
Yang J S, Yao R J. Management and efficient agricultural utilization of salt-affected soil in China [J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2015, 30(1): 417−425.

[4] 张剑挥, 马全林, 李得禄, 等. 乌兰布和沙漠天然梭梭种群动态及空间分布 [J]. 西北植物学报, 2023, 43(7): 1198−1207.
Zhang J H, Ma Q L, Li D L, et al. Dynamic state and spatial distribution of natural *Haloxylon ammodendron* in Ulan Buhe Desert [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(7): 1198−1207.

[5] 邢钟毓, 邢钰坤, 李银祥, 等. 沙冬青适应干旱环境的解剖结构变化 [J]. 北方园艺, 2024(16): 57−64.
Xing Z Y, Xing Y K, Li Y X, et al. Anatomical structure changes of the *Ammopiptanthus mongolicus* adapting to arid environment [J]. Northern Horticulture, 2024(16): 57−64.

[6] Zhu J, Cai Y M, Li X, et al. High-nitrogen fertilizer alleviated adverse effects of drought stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Hosta* 'Guacamole' [J]. BMC Plant Biology, 2024, 24: 299.

[7] Lin Y L, Liu S Y, Fang X, et al. The physiology of drought stress in two grapevine cultivars: photosynthesis, antioxidant system, and osmotic regulation responses [J]. Physiologia Plantarum, 2023, 175(5): e14005.

[8] 冯伟, 朱艳, 田永超, 等. 基于高光谱遥感的小麦冠层叶片色素密度监测 [J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4902−4911.
Feng W, Zhu Y, Tian Y C, et al. Monitoring canopy leaf pigment density in wheat with hyperspectral remote sensing [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4902−4911.

[9] 马书荣, 李韫, 石美玉, 等. 盐碱胁迫对蒙古柳无性系生理特性的影响 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(3): 1004−1013.
Ma S R, Li Y, Shi M Y, et al. Effects of saline-alkali stress on physiological characteristics of *Salix linearistioularis* clones [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(3): 1004−1013.

[10] 张会慧, 龙静泓, 王均睿, 等. 不同种类盐胁迫对高粱幼苗生长及叶片光合机构功能的影响 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(1): 161−172.
Zhang H H, Long J H, Wang J R, et al. Effects of different salt stress conditions on growth of sorghum seedlings and function of leaf photosynthetic apparatus [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(1): 161−172.

[11] 梁培鑫, 唐榕, 刘建国. 混合盐碱胁迫对油莎豆光合生理及产量的影响 [J]. 中国农业科技导报, 2023, 25(12): 195−204.
Liang P X, Tang R, Liu J G. Effects of mixed saline-alkali stress on photosynthetic physiology and yield in *Cyperus esculentus* L. [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2023, 25(12): 195−204.

[12] 程爽, Ulaanduu N, 李卓琳, 等. 植物光系统Ⅱ(PSⅡ)应答非生物胁迫机理研究进展 [J]. 生物技术通报, 2023, 39(12): 33−42.
Cheng S, Ulaanduu N, Li Z L, et al. Research progress in the mechanism of plant photosystem II (PSII) responsing to abiotic stress [J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(12): 33−42.

[13] 洪宇. '紫枝'系列玫瑰对盐碱胁迫的生理响应机制研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
Hong Y. Study on the physiological response of 'Zizhi' series *Rosa rugose* to salinity stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2023.

[14] 周晓瑾, 黄海霞, 张君霞, 等. 盐胁迫对裸果木幼苗光合特性的影响 [J]. 草业学报, 2023, 32(2): 75−83.
Zhou X J, Huang H X, Zhang J X, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics of *Gymnocarpos przewalskii* seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(2): 75−83.

[15] Bandurska H, Niedziela J, Chadzinikolau T. Separate and combined responses to water deficit and UV-B radiation[J]. Plant Science, 2013, 213(75): 98−105.

[16] 赵尧尧, 刘美君, 张政, 等. 低温和干旱双重胁迫对紫花苜蓿叶片光系统Ⅱ的影响 [J]. 草地学报, 2024, 32(4): 1120−1130.

Zhao Y Y, Liu M J, Zhang Z, et al. Effects of low temperature and drought stress on photosystem II of alfalfa leaves[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1120−1130.

[17] Quiñones M A S, Fernández M E, Monterubbianesi M G, et al. Effect of combined stress (salinity + hypoxia) and auxin rooting hormone addition on morphology and growth traits in six *Salix* spp. clones[J]. New Forests, 2019, 51: 61−80.

[18] Rafique S, Abdin M Z, Alam W. Response of combined abiotic stresses on maize (*Zea mays* L.) inbred lines and interaction among various stresses[J]. Maydica, 2019, 64: M22.

[19] 周芙蓉. 侧柏和国槐对干旱和铅胁迫的耐性及对铅污染土壤的修复 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2014.
Zhou F R. Tolerance of *Platycladus orientalis* and *Sophora japonica* to drought, lead stress, and restoration of lead-contaminated soil[D]. Xianyang: Northwest A&F University, 2014.

[20] 徐玉霞, 李红, 高海娟, 等. 沙棘的价值与开发利用 [J]. 现代园艺, 2014(13): 14−15.
Xu Y X, Li H, Gao H J, et al. The value and development and utilization of *Hippophae rhamnoides*[J]. Modern Horticulture, 2014(13): 14−15.

[21] 张晓敏. 园林绿化植物沙棘的耐盐性研究及耐盐品种筛选 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
Zhang X M. Study on salt tolerance of garden greening plant *Hippophae rhamnoides* and selection of salt-tolerant *Hippophae rhamnoides* varieties[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.

[22] 董诗婷, 陈云, 高群玉. 沙棘果生物活性成分及其功能的研究进展 [J]. 中国酿造, 2020, 39(2): 26−32.
Dong S T, Chen Y, Gao Q Y. Research progress on bioactive compounds and function of sea buckthorn berry[J]. China Brewing, 2020, 39(2): 26−32.

[23] 王媛媛, 冯勇荣, 孙青占, 等. 不同产地沙棘叶茶品质分析及综合评价 [J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(24): 331−338.
Wang Y Y, Feng Y R, Sun Q Z, et al. Quality analysis and comprehensive evaluation of sea buckthorn leaf tea from different producing areas[J]. Food and Fermentation Industries, 2024, 50(24): 331−338.

[24] 李纪彤, 褚金国, 丁丁. 沙棘多糖抗衰老的研究进展 [J]. 实用老年医学, 2024, 38(3): 228−231.
Li J T, Chu J G, Ding D. Research progress on anti-aging of sea buckthorn polysaccharide[J]. Practical Geriatrics, 2024, 38(3): 228−231.

[25] 鲁客, 朱国旭, 史建国, 等. 不同沙棘品种在榆林地区的适应性评价 [J]. 中国农学通报, 2021, 37(34): 52−58.
Lu K, Zhu G X, Shi J G, et al. Adaptability evaluation of *Hippophae rhamnoides* varieties in Yulin[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(34): 52−58.

[26] 黄铨, 赵勇. ‘无刺丰’与‘深秋红’沙棘品种的选育及其特征 [J]. 沙棘, 2004, 17(4): 7−9.
Huang Q, Zhao Y. Varieties breeding of *Hippophae rhamnoides* and characteristics of ‘Wucifeng’ and ‘Shenqiuhong’[J]. Hippophae, 2004, 17(4): 7−9.

[27] 李文强. 培育冬果沙棘'深秋红'观赏采摘园和产业园区可行性研究 [J]. 林业勘查设计, 2018(1): 93−95.
Li W Q. Feasibility study on cultivation of winter fruit sea buckthorn ‘Deep autumn red’ ornamental picking garden and industrial park [J]. Forest Investigation Design, 2018(1): 93−95.

[28] 唐克, 单金友, 吴雨蹊, 等. 十个沙棘品种 (系) 的抗寒性测定与分析 [J]. 黑龙江农业科学, 2021(1): 91−95.
Tang K, Shan J Y, Wu Y X, et al. Determination and analysis of cold resistance in 10 seabuckthorn varieties (lines)[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2021(1): 91−95.

[29] 严华, 别玮, 崔凤云, 等. 高效液相色谱法分析沙棘中类胡萝卜素的含量 [J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(11): 4459−4466.
Yan H, Bie W, Cui F Y, et al. Analysis of carotenoids content in sea buckthorn by high performance liquid chromatography[J]. Journal of Food Safety and Quality, 2021, 12(11): 4459−4466.

[30] 魏晓慧, 殷东生, 郭树平. 7 个引种沙棘的光合特性 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(10): 20−23, 43.
Wei X H, Yin D S, Guo S P. Photosynthetic characteristics of seven introduced sea buckthorn cultivars[J]. Journal of Northeast Forestry Universtiy, 2014, 42(10): 20−23, 43.

[31] 陈海玲, 刘芳, 罗红梅, 等. 乌兰布和沙区不同沙棘品种叶片及果实特性研究 [J]. 林业资源管理, 2014(3): 122−125.
Chen H L, Liu F, Luo H M, et al. Study on characteristics of leaf and berry of different cultivars of seabuckthorn in Ulan Buh Desert[J]. Forest and Grassland Resources Research, 2014(3): 122−125.

[32] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristicsat 77 K among vascular plants of diverse origins[J]. Planta, 1987, 170(4): 489−504.

[33] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity[J]. Aquatic Botany, 2005, 82(3): 222−237.

[34] Strasser B J, Strasser R J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test[M]. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 1995.

[35] 于畅, 王竞红, 薛菲, 等. 沙棘对碱性盐胁迫的形态和生理响应 [J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(9): 70−75.
Yu C, Wang J H, Xue F, et al. Morphological and physiological response of *Hippophae rhamnoides* on alkaline salt stress[J]. Journal of Central South University of Foestry & Technology, 2014, 34(9): 70−75.

[36] 王云霞. 干旱诱导油松幼苗死亡的生理响应 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2024.
Wang Y X. Physiological response of drought induced death in

Pinus tabulaeformis seedlings[D]. Xianyang: Northwest A&F University, 2024.

［37］南吉斌. 西藏 3 种沙棘属植物生长及抗旱性研究 [D]. 拉萨: 西藏大学, 2020.
Nan J B. Study on the growth and drought resistance of three species of *Hippophae* in Tibet[D]. Lhasa: Xizang University, 2020.

［38］崔柏瑄, 韩有志, 李乐, 等. 不同大果沙棘品种光合生理特征测定 [J]. 国际沙棘研究与开发, 2009, 7(4): 12−17.
Cui B X, Han Y Z, Li L, et al. Photoresponse of some large-berry seabuckthorn cultivars [J]. Water Resources Development and Management, 2009, 7(4): 12−17.

［39］徐传保, 郑伟兵, 戴庆敏, 等. 干旱胁迫条件下朱槿叶绿素荧光特性 [J]. 安徽农业科学, 2024, 52(6): 110−113, 118.
Xu C B, Zheng W B, Dai Q M, et al. ChlorophyII fluorescence characteristics of *Hibiscus rosa-sinensis* under drought stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2024, 52(6): 110−113, 118.

［40］郑有飞, 张金恩, 吴荣军, 等. 地表臭氧胁迫对北方冬小麦光合及生理特征的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(8): 1429−1436.
Zheng Y F, Zhang J E, Wu R J, et al. Effects of ozone stress on photosynthesis and physiological characteristics of winter wheat in northern China[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2010, 29(8): 1429−1436.

［41］罗嘉惠, 刘小飞, 李冬梅, 等. 叶绿素荧光仪 MINI−PAM−Ⅱ在鸡冠花耐寒性测定中的应用 [J]. 热带农业科学, 2018, 38(1): 33−38,42.
Luo J H, Liu X F, Li D M, et al. Application of MINI-PAM-II in the determination of cold resistance of *Celosia Cristata* L.[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2018, 38(1): 33−38,42.

［42］张云鹤, 高大鹏, 王晓蕾, 等. 盐碱胁迫对水稻苗期光系统Ⅱ性能的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2022, 41(9): 52−60, 92.
Zhang Y H, Gao D P, Wang X L, et al. Effects of soil salinity on photosystem II of rice seedlings[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2022, 41(9): 52−60, 92.

（责任编辑　赵田芸
责任编委　马履一）