

# 旱生植物的适应机制：从形态重塑到分子调控<sup>1</sup>

杜明阳<sup>1</sup>, 熊辉岩<sup>2</sup>, 段瑞君<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>青海大学生态环境工程学院, 西宁 810016; <sup>2</sup>青海大学农牧学院, 西宁 810016

**摘要** 干旱胁迫已成为全球植物生产力和陆地生态系统保持稳定的重大阻碍。长期生长在干旱环境的旱生植物, 逐渐在形态、生理和分子机制方面形成一系列应对策略, 演化出独特且高效的抗旱能力。形态上通过根系与叶片结构特化及根-冠分配优化提升水分获取并降低蒸腾; 生理上依赖气孔调控、抗氧化系统与激素网络协同维持稳态; 分子层面经  $\text{Ca}^{2+}$  与 ABA 信号等激活多类转录因子, 调控胁迫响应基因表达。该文阐述了旱生植物的定义与分类, 分析了中国旱生植物的多维度研究进展, 并探讨了旱生植物在抗旱过程中多层次协同作用的机制, 为理解植物适应干旱环境的演化逻辑提供了理论依据, 并为应对全球气候变化、实现农业可持续发展提供新见解。

**关键词** 旱生植物, 形态适应, 生理响应, 分子调控, 多层次协同作用

杜明阳, 熊辉岩, 段瑞君 (2026). 旱生植物的适应机制: 从形态重塑到分子调控. 植物学报 61, 1–20.

干旱胁迫作为全世界植物生长产能的主要限制因素之一, 对 45% 的陆地生态系统产生显著影响(Haghpanah et al., 2024)。现代栽培作物受到长期驯化以及集约化选育的作用, 种质多样性明显缩减, 很多继承逆境响应相关特性的功能因子在定向选择中逐渐丧失。面对频繁发生的极端干旱事件, 依靠已有的种质资源很难高效提升作物的抗旱能力。由于野生旱生植物在自然选择的过程中积累了大量的抗旱遗传变异, 形成独特的适应机制, 这类植物的抗旱特性不但为作物育种提供框架支撑, 还提供潜在的功能基因资源。

旱生植物的耐旱能力源于形态结构、生理调节和分子机制的协同作用, 核心目标是降低失水及维持细胞稳态, 尽可能保障基本代谢活动以应对干旱胁迫(Gechev et al., 2021)。对于旱生植物的早期研究主要聚焦于其形态特征的变化, 如角质层加厚、叶面积缩小、气孔下陷以及组织肥厚, 这些特征被认为是能够高效减少水分挥发、提升水分利用效率的重要适应机制(Lynch, 2013)。此外, 根系结构的改变也参与植物的耐旱过程, 如增加根冠比以及主根深扎土壤层都能够使植物高效获取深层水源, 缓和因气孔关闭对碳同化带来的约束(Hu et al., 2024)。在生理方面, 旱生植物对长期水分短缺的响应依赖多种过程的协同作用(Flexas et al., 2004), 其中气孔调节是最直接的响应方式(McAdam and Brodribb, 2015)。旱生植物还会积累脯氨酸、可溶性糖和甜菜碱等兼容性溶质, 有助于调节细胞渗透势, 维持水分均衡, 同时消除过量的活性氧, 缓和氧化伤害(Rangani et al., 2020)。干旱环境下活性氧过量积累, 使脂质和蛋白质造成损伤, 这种情况下旱生植物通过增强超氧化物歧化酶、过氧化氢酶及抗坏血酸过氧化物酶的活性, 维持细胞内氧化还原平衡(Zhang et al., 2024)。近年来, 多组学研究逐步揭示了旱生植物不同耐旱策略的分子基础。相关组学分析表明, 与水分储存、细胞壁重塑及组织肉质化有关的基因簇出现扩充或者重新组合, 进而支撑器官层面的适应性变化(Ma et al., 2024)。跨物种比较分析表明, 旱生植物虽然在形态和生态位上存在差异, 但它们在抗氧化防卫、分子伴侣系统和保护性糖代谢等重要功能上表现出高度一致性, 这为理解耐旱基因功能和复杂耐旱性状提供了理论框架(Mohanta et al., 2024)。

干旱信号借助复杂的感知过程与转录水平的重编程, 促使植物在表型上做出调整, 并维持生理稳态, 以此实现跨尺度的适应。因此, 旱生植物较强的耐旱能力主要体现在形态特征、功能响应以及分子机制等多个层次的协同作用(图 1)。本文基于这一系统框架, 对旱生植物的抗旱机制进行综合分析, 并梳理其分类和分布, 以期农作物抗旱改良提供理论依

收稿日期: 2026-01-05; 接受日期: 2026-04-09

基金项目: 青海省中央引导地方科技发展资金(No.2023ZY003)、2022 年度青海省“昆仑英才·高端创新创业人才”计划

\* 通讯作者。E-mail: ruijunduan@163.com

据和技术支撑。

1 旱生植物的定义与分类

旱生植物是指能够在干旱环境中通过形态结构或生理适应来维持体内水分平衡，且即使在长期或严重缺水条件下依然能够正常生长、发育和繁殖的植物(Lambers et al., 2008)。经典植物生态学通常根据植物的形态结构和水分利用方式，将旱生植物划分为多浆型(succulent xerophytes)、非多浆硬叶型(sclerophyllous xerophytes)以及小叶或退化叶型等类型(余树勋和吴应祥, 1993)。这一分类体系在描述外部形态特征时具有明确的标准，但更多关注植物的结构特征，未能充分涵盖其内在生理和分子机制层面的适应差异。随着生理生态学和分子生物学的逐步深入，发现旱生植物的适应策略不仅局限于形态，而是通过多种水分获取路径、组织脱水耐受性及基因调控网络的综合作用来实现(Haghpanah et al., 2024)。因此，在经典分类框架的基础上，我们从水分获取策略和组织耐脱水能力 2 个维度，将旱生植物进一步划分为 4 种类型(表 1)。

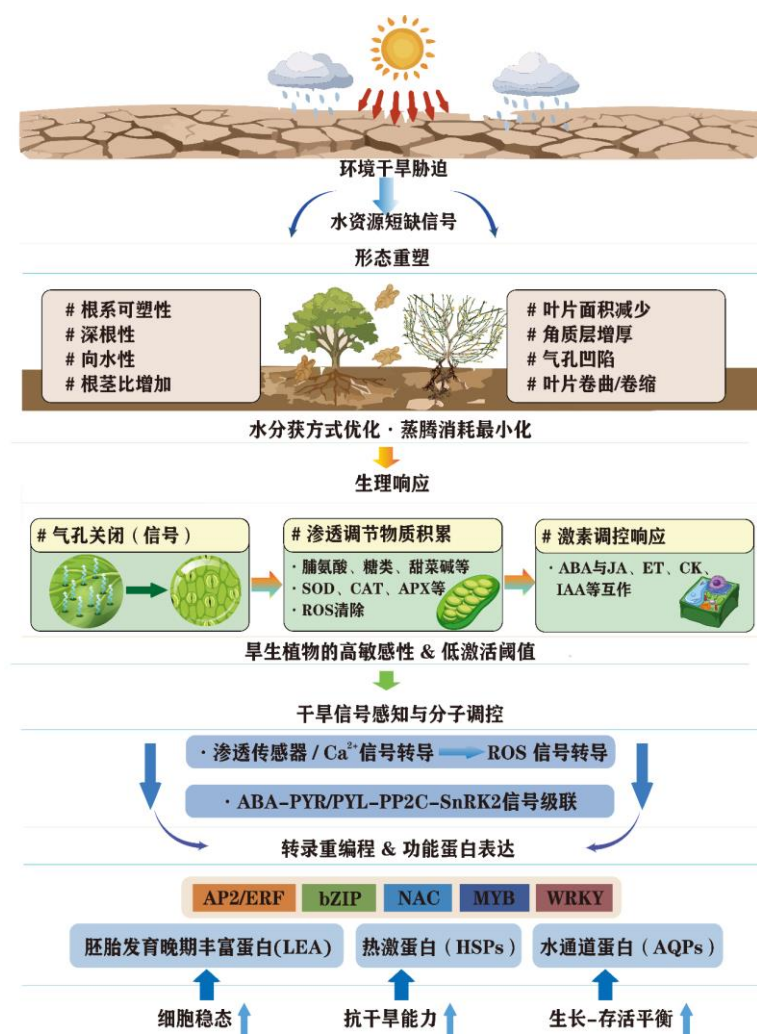


图 1 旱生植物跨尺度适应干旱的调控机制

Figure 1 Regulatory mechanisms of xerophytes adapting to drought across scales

表 1 旱生植物分类

Table 1 Classification of xerophytes

| 类型        | 代表植物                                                    | 主要适应特征         | 参考文献                                       |
|-----------|---------------------------------------------------------|----------------|--------------------------------------------|
| 多肉/多浆旱生植物 | 芦荟( <i>Aloe vera</i> )<br>龙舌兰( <i>Agave americana</i> ) | 发达的贮水组织, 肉质化茎叶 | Jaiswal et al., 2021;<br>Wang et al., 2023 |

|         |                                                                           |                       |                                      |
|---------|---------------------------------------------------------------------------|-----------------------|--------------------------------------|
| 非多浆旱生植物 | 梭梭( <i>Haloxylon ammodendron</i> )<br>沙拐枣( <i>Calligonum mongolicum</i> ) | 叶片退化为鳞片状或针刺状,<br>减少蒸腾 | Liu et al., 2023; Li et al., 2023    |
| 深根性旱生植物 | 骆驼刺( <i>Alhagi camelorum</i> )<br>胡杨( <i>Populus euphratica</i> )         | 发达的根系, 可深入地下数十米       | Wu et al., 2015; Fan et al., 2023    |
| 复苏植物    | 卷柏( <i>Selaginella tamariscina</i> )                                      | 极端脱水后可恢复代谢活性          | Vieira et al., 2024; Li et al., 2019 |

作为最常见的多肉/多浆旱生植物(succulent xerophytes), 其茎或叶通常具有高度特化的贮水组织。这种贮水策略在干旱和半干旱生态系统中能够显著提高生存概率(Fradera-Soler et al., 2022)。芦荟(*Aloe vera*)和龙舌兰科植物是此类植物的典型代表, 基因组和生理研究表明, 它们存在多个与贮水、CAM 光合作用和脱水应答相关的基因(Jaiswal et al., 2021)。非多浆旱生植物(non-succulent xerophytes)不依赖水分储存结构, 而是通过叶片退化、表面积缩小或将叶片转化为鳞片状、针刺状, 以及角质层增厚和降低气孔密度以减少水分散失(Liu et al., 2022); 此类植物的典型代表为沙地灌木与半灌木, 如梭梭(*Haloxylon ammodendron*) (Wang et al., 2022)。深根型旱生植物(deep-rooted xerophytes)通过发达的根系获取深层地下水源, 进而维持干旱河谷、内陆盆地和荒漠绿洲过渡带的植被稳定与水分循环; 此类植物如胡杨(*Populus euphratica*) (Fan et al., 2023)。复苏植物(resurrection plants)是旱生植物中耐旱的极端类型, 即使体内水分极低, 仍能保持细胞结构的完整, 在获得水分后可迅速恢复代谢和光合作用(Vieira et al., 2024)。卷柏(*Selaginella tamariscina*)作为典型的复苏植物, 针对其开展的生理与代谢研究揭示了该植物在极端干旱条件下的适应潜力, 为解析植物应对极端干旱的策略提供理论支撑(Xi et al., 2024)。

## 2 中国旱生植物的多维度研究

作为全世界干旱和半干旱区域覆盖较广的国家之一, 我国拥有世界上生态种类最复杂、分布最广泛的旱生植物。我国旱生植物主要分布在西北内陆、华北黄土高原边缘、塔克拉玛干以及青藏高原的干旱边缘地带。在长期面临水分匮乏、高蒸发率及盐分累积的多重环境压力下, 在这些区域出现高度多样化的旱生植物群体(Gao et al., 2021)。近年来, 针对我国本土旱生植物的研究已经不限于对单一表型的描述, 逐渐发展为一个涵盖宏观生态与区系分布、个体生理与形态特征, 以及微观分子机制和组学层面的多维度研究框架。旱生植物不仅有助于维持生态系统的稳定, 还能利用其独特的多维耐旱机制, 成为抗逆基因资源的重要来源(附表 1)。

从宏观生态与区系分布来看, 目前相关研究主要聚焦于旱生植物群落的组成及其在极端生境中的生态功能。从区系组成来看, 我国旱生植物群体以藜科、苋科和柽柳科为主导类群, 其中藜科和苋科植物在荒漠及盐渍化环境中占据核心地位, 通常被认为是我国干旱环境下最具代表性的优势类群(Sun and Wang, 2023; Tian et al., 2024)。这些旱生植物在形态结构、生理调节和生活史策略方面表现出多样化的耐旱特性, 是长期自然选择过程中形成的典型生态适应策略。西北荒漠区的典型物种, 如梭梭、红柳(*Tamarix ramosissima*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)共同构成了荒漠植被的主体, 在固定流沙和维持荒漠生态系统结构中发挥重要作用(Luo and Gong, 2023)。在个体生理与形态表型维度, 本土旱生植物展现出多样化的抗逆策略。例如, 通过对白刺及其近缘物种的形态、繁殖特征和抗性生理进行系统总结, 发现白刺科植物以形态上收缩叶面积、生理上增加脯氨酸含量等方式抵抗胁迫, 这为种质保护和产业化应用提供了理论依据(Li et al., 2024)。实证研究还表明, 典型旱生植物的表皮蜡层在逆境响应中起到重要作用。在霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)的叶表皮蜡中, 大量 C<sub>31</sub> 正烷烃积累与其耐逆性密切相关(Li et al., 2023)。在微观分子与组学机制层面, 随着多组学技术的发展, 相关研究已经深入到全基因组和转录重编程层面。本土旱生豆科及灌木类植物的多组学分析表明, 旱生植物在光合作用调控、膜脂与二次代谢调节以及低温和干旱耐受途径上表现出独特的基因表达模式, 为理解旱地常绿植物的适应策略提供了分子证据(Yang et al., 2022; Feng et al., 2024)。此外, 一些本土盐生或半盐生旱生植物的染色体级基因组破译和高质量注释, 为挖掘关键抗逆功能基因和开展分子育种提供了宝贵资源(Liu et al., 2022; Song et al., 2024)。

### 3 旱生植物的形态、生理与分子多层次协同适应

#### 3.1 旱生植物的形态适应

旱生植物的形态适应表现在地下和地上器官的协同优化。根尖向水性和根形态构型可塑性的协同作用,导致主根深入、侧根增密,以低能耗获取水源。叶片结构性改变减少蒸腾并维持光合作用,表现为叶面积缩小和叶片功能弱化、多个叶片特征的调整以及叶面密布绒毛、角质层增厚和表皮蜡质沉积的增加,部分物种叶片出现贮水化特征。整体上,根冠资源动态分配在水分吸收和损失之间取得平衡,构建高效形态抗旱策略。

根系是植物感知和吸收土壤水分的主要器官,其空间拓扑和形态参数(如长度、直径、分支密度和分支角度)共同决定了根形态构型(**root system architecture, RSA**)。RSA的可塑性是指根系在不同环境下调整形态参数的能力(Kou et al., 2022)。通过RSA可塑性,植物能够在水分分布不均的环境中最大程度的吸收水分,还能合理控制代谢消耗成本。研究表明,RSA调控并非由单一基因决定,而是依赖于基因剂量或表达水平的精细调控。例如,霸王龙全基因组分析揭示了30个与生长素响应因子相关的**ZxARF**基因,且高表达**ZxARF**转录因子能够增强生长素信号的敏感性,进而促进根尖分生组织细胞的快速分裂与伸长(Xing et al., 2024)。这种细胞分裂加速,直接推动了主根扎向深层土壤,并增加了侧根的密度,从分子表达调控到形态建成实现了跨尺度适应。

除整体RSA调整外,根尖定向生长是旱生植物应对土壤水分异质性的另一重要策略。根尖的向水性(**hydrotropism**)使其能够感知水势梯度,并向水势较高的区域生长,从而以较低能量成本获得局部水源(Miyazawa and Takahashi, 2020)。旱生植物独特的根系结构和可塑性进一步增强了其在干旱环境中寻找水源的能力(Kirschner et al., 2021)。在高岩石碎片含量的土壤中,植物根系通常分布在水分更易获取的土层,并且根干物质含量及特定根长等特征也随之调整,体现了旱生植物根系对水分空间异质性的可塑性响应(Zhang et al., 2025)。通过水分差异感知能力,根尖能够调整生长方向,通过空间导向性生长使植株在水分有限且分布不均的土壤中以较低的能量消耗获得更充足的水源(Kalra et al., 2024)。例如,通过野外观察4种优势旱生植物白刺花(*Sophora davidii*)、四川黄栌(*Cotinus szechuanensis*)、毛莲蒿(*Artemisia vestita*)和羊蹄甲(*Bauhinia brachycarpa*)在不同土壤岩石碎片含量条件下的细根响应,结果显示,在高碎片含量土壤中,细根表现出显著的形态和功能调整,包括根长增加、皮层增厚以及渗透势降低(更负)等,这些变化有助于增强水分储存和抗萎蔫能力(Zhang et al., 2025)。因此,根尖向水性和RSA的可塑性协同作用,构成了高效的地下水分探查策略,这在水分空间异质性较强的环境中尤为重要。旱生植物根系构型的改变并非被动的,而是由分子机制定向响应。从微观水势信号感知到**ZxARF**等关键转录因子的表达,直接加速了根尖分生细胞分裂,将分子层面的指令最终转化为主根深扎与侧根增密的形态重塑。这种从基因表达到形态建成的多层次协同作用构成了旱生植物高效探水的基础。

与中生植物或湿生植物相比,旱生植物的叶片适应性并非简单地通过减少光合面积实现,而是通过结构性改变来调整水分在叶片内部和表面的分布与扩散方式,进而延缓脱水并维持最低限度的光合作用(Xi et al., 2018; Yang et al., 2021)。在形态结构上,叶面积缩小是旱生植物常见的适应特征之一。通过减少叶片展开面积或将叶片退化为鳞片状或针刺状,能够有效降低单位时间的蒸腾面积,并在高温低湿条件下抑制水分流失(Mohanta et al., 2024)。这种形态变化在荒漠和半荒漠灌木及半灌木类群中尤为常见,同时叶片功能的弱化通常伴随着枝条光合作用的增强,这体现了整株植物层面的器官功能转移,也因此成为旱生植物区别于中生植物的典型策略。梭梭和白梭梭(*Haloxylon persicum*)表现出枝条在干旱条件下对叶片功能弱化的补偿作用(Liu et al., 2022)。其次,旱生植物的蒸腾抑制并非单一性状的结果,而是伴随多个特征的调整,如叶片增厚、海绵组织与栅栏组织比例变化以及气孔暴露面积的减少,这些变化共同作用在节水和碳同化之间维持平衡(Zou et al., 2022)。此外,部分旱生植物叶面密布绒毛,如沙漠毒菊(*Encelia farinosa*) (Ehleringer and Mooney, 1978)。部分旱生植物通过角质层增厚和表皮蜡质沉积的增加,降低最小气孔导度,而非完全阻断水分扩散。通过比较沙漠植物药西瓜(*Citrullus colocynthis*)和海枣(*Phoenix dactylifera*)发现,角质蒸腾并未完全被阻断(Bueno et al., 2019)。由此可见,叶片微形态的重塑是分子调控和生理需求的高度统一,旱生植物叶片的形态与功能相适应是一种综合策

略,旨在延缓脱水并保持最低水平的代谢活动。

在典型的荒漠和半荒漠旱生植物中,叶片常表现出不同程度的贮水化特征,如叶肉细胞膨大、细胞间隙减少以及细胞壁的可逆折叠。这种结构性贮水机制不仅增强了叶片的水分缓冲能力,还通过降低比表面积和改变水分扩散路径,减缓外界水势骤降对细胞膨压的影响,从而在干旱期间维持叶绿体周围相对稳定的水势(Ripley et al., 2013)。例如,霸王在干旱条件下通过叶肉细胞膨大和叶肉质化增加水分储存,并通过积累  $\text{Na}^+$  降低叶片渗透势,降低了气孔密度和开度,从而降低了蒸腾损失并扩大了光合作用范围(Xi et al., 2018)。值得强调的是,叶片微形态的重塑实质上是基因重编程的结果。例如,脂质代谢基因(*CER/MYB*)的上调可使蜡质大量合成,构建出物理防水屏障;细胞壁修饰基因则主导了肉质叶片的细胞膨大与折叠。这些叶片的性状特征,将旱生植物的形态建成与分子调控紧密联系起来。

根系的生长和维持消耗碳、水和养分,可能会抑制地上部叶和光合器官的发育,甚至影响植物的生殖生长,进而影响产量(Ho et al., 2005)。因此,旱生植物形态上的抗旱策略依赖于根系的可塑性,使其能够根据土壤水分、结构和养分的变化灵活调整生长,同时保持地下部和地上部资源分配的协调,以优化整体生长和功能(Paez-Garcia et al., 2015)。例如,四翼滨藜(*Atriplex canescens*)在干旱条件下显著提高了根-冠比,表明植物将更多的资源分配到根系以增强水分吸收,同时减少了对叶片和生殖器官的投入,从而降低水分的散失并提高其干旱耐受性(Wang et al., 2024)。这种根-冠之间的调整,本质上是植物体内激素的极性运输及其基因在地下部与地上部差异表达所产生的结果,表现出分子信号可自下而上地决定植株整体的形态建成。

### 3.2 旱生植物的生理响应

旱生植物通过气孔调控、抗氧化体系和激素网络协同应对干旱。气孔快速关闭减少蒸腾,同时维持叶片水势平衡。活性氧生成被抗氧化体系缓解,并与渗透调节物质协作保护细胞功能。ABA 为核心信号,JA、ET、IAA 和 CK 等激素通过互作调节气孔、根系生长及防御反应,实现水分获取与利用优化。

气孔关闭是旱生植物最迅速有效地防止水分散失的反应。随着叶片水势的下降,气孔导度迅速减小,从而降低蒸腾速率,延长水分保持的时间。在干旱条件下,根和叶合成的 ABA 通过 PYR/PYL/RCAR 受体被感知,进而激活 SnRK2 酶的磷酸化作用,调节膜离子通道,促使阴离子外流并抑制钾离子内流,导致保卫细胞失水、膨压下降,最终促使气孔关闭(Liu et al., 2022)。然而,气孔的功能更多体现在动态调控上,而非极端缩减。长期监测沙漠中常绿与落叶树种的气孔导度与叶片水势,发现植物能够通过调节气孔开闭和叶片水势来动态平衡整株植物的水分(Fernández-Molano et al., 2025)。Abo Amin 等(2025) 通过比较 4 种本地旱生植物阿拉伯枸杞(*Lycium shawii*)、牙刷树(*Salvadora persica*)、沙拐枣和梭梭,发现耐旱性较强的物种在干旱条件下不仅能够有效降低气孔导度和蒸腾速率,还能维持细胞水势的稳定,减少水分丢失,并维持正常功能。这种气孔快速调控策略体现了跨尺度的协同作用,结合了离子通道调节、生理适应和形态调整,确保旱生植物能够在短期波动和长期干旱的环境下保持水分平衡。

虽然气孔关闭有助于保持水分,但也伴随着光合作用的限制。 $\text{CO}_2$  供应的减少可能导致光合作用电子传递链过度还原,产生大量活性氧(ROS),进而对膜、蛋白质和 DNA 造成氧化损伤(Xie et al., 2023)。为应对这种氧化损伤,旱生植物建立了酶促成分(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)及谷胱甘肽还原酶(GR)等)和非酶促成分(抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)及多酚及类黄酮等)的抗氧化防御体系(Rao et al., 2025)。在水分缺乏时,抗氧化酶的活性增强,并与可溶性糖、氨基酸及脯氨酸等渗透调节物质协同作用,稳定细胞膜,减轻水分亏缺的影响(Sarker and Oba, 2018)。此外,ROS 不仅是氧化损伤的因子,也作为信号分子调控气孔运动和启动防御体系。ROS 被逆境转录因子感知,激活 SOD、CAT 等抗氧化酶基因的转录,重新调整氧化还原平衡。

然而,抗氧化体系在防护与信号转导之间存在权衡,且具有上限。多组学研究表明,梭梭和白梭梭在长期干旱条件下会上调抗氧化酶及相关代谢通路来维持稳态,但当 ROS 生成超过防御系统的承受能力时,仍会发生脂质过氧化和蛋白质损伤(Yang et al., 2025)。此外,干旱通常伴随着高温或强光等复合胁迫,这可能抑制抗氧化酶的活性,从而限制单一酶系策略在田间的有效性(Lee et al., 2025)。因此,旱生植物的生理耐受能力并非仅依赖单一的

酶类或气孔策略,而是依赖气孔运动、ROS 信号和抗氧化网络在系统层面上的精密协同。

在干旱环境中,植物对缺水胁迫的反应依赖于多种激素的协同作用,其中脱落酸(ABA)是核心激素。同时,茉莉酸(JA)、乙烯(ET)、细胞分裂素(CK)和生长素(IAA)也在复杂的激素调控网络中发挥作用(Margay et al., 2024)。在干旱环境下,荒漠植物裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)的 JA 和 ET 调控基因显著上调,为其在干旱条件下的生长提供了支持(Du et al., 2025)。

与中生植物不同,旱生植物对干旱信号的反应不仅表现为激素浓度的变化,更多的是其对于干旱信号的高度敏感性和低激活阈值。典型的旱生植物能够在叶片水势尚未显著下降时便启动 ABA 介导的气孔关闭,体现出早期感知并迅速响应的能力(Xi et al., 2018)。具体来说,即使是在轻度干旱条件下,旱生植物能够快速合成 ABA,通过根源性或叶源性 ABA 促使气孔关闭,而中生植物则往往在此时尚未做出反应(Chen et al., 2024)。这种高敏感性的表现不仅限于 ABA,还体现在其它激素的交互作用上。例如,在较高浓度 ET 的作用下,植物通过脱落叶片来减少水分损失,而在中等浓度下,ET 和 JA 与 ABA 共同调控气孔关闭,增强根系的适应性,从而提高水分利用效率(Kim et al., 2022)。

ET 和 JA 通过与 ABA 相互作用,调控根系生长、气孔运动及抗氧化反应。以耐旱林木胡杨为例,JA 信号组分 PeJAZ2 与 ABA 核心组分 PeOST1 的直接互作增强了气孔关闭,并促进 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的生成,从而提高了干旱耐受性(Rao et al., 2023)。此外,JA 还可通过增强抗氧化酶活性,促进渗透调节物质(如脯氨酸和可溶性糖)的积累,有利于稳定细胞的渗透平衡(Margay et al., 2024)。同时,CK 的减少有助于抑制地上部生长,使更多的水分和能量资源转向根系,从而增强水分的获取。例如,在干旱条件下,梭梭根系显著发育,而地上部的生长受到限制。ABA、IAA 和 CK 的调节有助于促进侧根和根毛的发育,进一步提高水分吸收效率(Yang and Lv, 2022b)。这种激素之间的多层次互作和协调作用,使旱生植物能够在水分受限的环境中维持生理功能稳定。

### 3.3 旱生植物抗旱的分子调控机制

旱生植物通过膜感知、Ca<sup>2+</sup>和 ROS 信号及 ABA 通路构建多层次干旱响应网络,能够在水势轻微下降时迅速激活防御程序。核心转录因子 AP2/ERF、bZIP、NAC、MYB 和 WRKY 经过扩增和顺式元件优化,实现信号整合与跨尺度调控,将分子信号有效传递至形态和生理层面。保护性蛋白如 LEA 和热激蛋白稳定细胞膜与蛋白质结构,同时主动参与 ABA 信号调控;水通道蛋白通过调节组织间水分分布,优化吸水与蒸腾。

在干旱环境下,植物首先通过细胞膜感知水分变化,膜上所含的渗透受体及机械敏感离子通道能及时、可靠地感知水分亏缺引起的膜张力变化,继而以离子流的形式将信号传递给下游的信号网络(Liu et al., 2022)。细胞质中的 Ca<sup>2+</sup>信号由钙调蛋白(CaM)及钙依赖蛋白激酶(CDPKs)直接感知,并由此调控膜功能及激素信号的相互作用。黄花红砂(*Reaumuria trigyna*)的模拟干旱实验验证了外源 Ca<sup>2+</sup>处理显著调节胞内 Ca<sup>2+</sup>流动、ROS 积累及抗氧化酶活性,从而缓解干旱胁迫造成的细胞损伤,并通过程序性细胞死亡的方式提高其耐旱性(Zhang et al., 2023)。

在初级信号的基础上,ABA 通路在干旱响应中发挥明确的核心作用。干旱诱导 ABA 合成增加,ABA 与受体结合后抑制 PP2C 活性,由此释放 SnRK2 激酶的活性。近年来的研究表明,旱生植物的 SnRK2 活性并不单纯依赖经典的 ABA-PYR/PYL/RCAR-PP2C 模块,而是通过自磷酸化及与其它因子的互作进行极为精细的调控(Lu et al., 2024)。因此旱生植物对于干旱信号的响应具有极高的敏感性及极低的激活阈值,水势轻微下降即可触发植物启动防御性基因表达及生理调整程序。多组学分析进一步支持这一观点,干旱初期植物抗旱相关生理指标 CAT 活性、脯氨酸含量均发生特异性变化,一些抗旱转录因子也被快速激活(Yang and Lv, 2022b)。这些转录因子的早期响应本身就增强了植物的抗氧化能力及渗透调节能力,二者均有利于气孔快速关闭及根系向水性生长。因此,由膜感知、Ca<sup>2+</sup>和 ROS 信号、ABA 通路及转录因子构成的多层次整合网络,实质上是旱生植物在长期干旱条件下维持细胞稳态、调控生理功能、提高生存能力的最精巧可靠的调控机制。

旱生植物应对干旱胁迫时并不沿用模式植物的常规调控途径,而是主动、系统地重构转录调控网络,其典型特征是转录因子家族的扩增、启动子区域顺式作用元件的富集及变异。AP2/ERF、bZIP、NAC、MYB 和 WRKY 等主要转录因子家族在旱生植物基因组中经常呈

特异性扩增状态,能很好地支持功能互补的调控机制,也更有利于协调基因表达与形态建成的跨尺度响应。对复苏植物密罗木(*Myrothamnus flabellifolia*)的研究提供了极好的案例,研究显示,密罗木在脱水阶段有约 295 个转录因子显著上调,明确属于 ABA 依赖及非依赖两大通路(Ma et al., 2015)。顺式元件的扩增或合理组合可降低信号响应的阈值,让基因在微小水势变化时即被激活,故而该调控前端具有高敏感性和低阈值的理想特性,也因此成为旱生植物早期气孔调节及代谢缓冲的理想分子基础。干旱诱导下具有 MYB 结合位点(MBS)顺式作用元件及串联重复结构的 *PeR2R3-MYBs* 差异表达,且其异源表达可提高耐旱性及次级代谢产物积累(Sun and Xu, 2023)。

AP2/ERF 型转录因子在干旱应答网络中处于重要位置,且直接调控干旱诱导基因的表达。研究发现,高寒旱生草本植物紫花针茅(*Stipa purpurea*)中 *SpERF1* 过表达拟南芥株系的存活率提高、根长增加,Pro 含量及 SOD、POD 活性都明显升高。可见,AP2/ERF 转录因子通过上调细胞分裂与细胞壁伸展相关基因的表达,将转录信号直接转化为根尖细胞物理增殖与拉长,以获得更好的根系构型。同时还表现出渗透调节与抗氧化防御,实现分子到表型的跨尺度响应(Yang et al., 2016)。

bZIP 类转录因子主要通过结合 ABA 反应元件(ABRE)来介导 ABA 依赖的干旱应答(Tao et al., 2024)。复苏植物齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)中的 *ScbZIP1* 在干旱胁迫下被强烈诱导,过表达株系有更高的含水量、光合效率及抗氧化酶活性,更重要的是,该基因启动子中所含的顺式作用元件能够使 *ScbZIP1* 对轻微水分亏缺作出极快速精细的响应,即转录激活光合系统保护及 ROS 清除酶系统的基因,将干旱微弱信号瞬间转化为类囊体膜结构完整的物理响应,从代谢角度直接保障复苏植物极端脱水后的存活(Lei et al., 2024)。

MYB 家族转录因子在干旱调控网络中发挥连接细胞壁修饰、次级代谢及发育重塑等过程的重要作用,而 NAC 因子能直接结合顺式作用元件调控抗旱相关基因,其表达与 ABA 介导的信号途径有明确的交互关系(Zhang et al., 2025)。更重要的是, NAC 与 MYB 因子在旱生植物转录网络中存在层次分明、相互衔接的蛋白互作关系,且二者常形成异源二聚体,协同调控细胞壁修饰及次级代谢。准噶尔无叶豆(*Eremosparton songoricum*)中 AP2/ERF 家族 DREB 和 ERF 成员对干旱胁迫有极其强烈的响应,其基因启动子区域都富集彼此的结合位点,因此二者形成互为调控的前馈回路,这表明 NAC 和 MYB 因子很可能通过与 AP2/ERF 家族成员的相互作用,极大丰富并精细调控干旱响应网络(Zhao et al., 2022)。这种转录重编程通过控制细胞壁修饰酶的表达,从生物力学层面改变细胞的延展性,直接促使叶片肉质化膨大、表面积缩小及角质层增厚等宏观形态。

WRKY 转录因子在激素信号转导、渗透保护物质合成以及活性氧清除中发挥关键作用。在极端耐旱的荒漠植物密罗木中, *MfWRKY70* 作为代谢重编程的关键枢纽,在干旱条件下被显著诱导表达,其异源过表达植株表现出更长的根系、更低的叶水分损失率,并表现 POD、SOD、CAT 活性显著增强和 Pro 积累增加。它通过与生长素信号通路产生精准交互,重塑根分生组织的极性生长轴,发展出深扎的根系构型;同时驱动保卫细胞离子外排,引起膨压物理骤降,直接导致气孔闭合这一形态学防线的建立(Xiang et al., 2021)。

旱生植物的转录调控网络重构在顺式作用元件、家族规模、层级关系和蛋白互作等维度协同优化,提高了信号整合效率和输出稳定性,使分子响应顺畅传递至生理与形态建成层面。大量研究表明,AP2/ERF、bZIP、NAC、MYB 和 WRKY 作为枢纽节点参与干旱相关基因调控网络,并已成为抗逆遗传工程的重要靶点(附表 2)。这种网络重构为旱生植物实现从基因表达到抗旱表型的跨尺度协同提供了分子基础。

旱生植物在抗旱响应中依靠转录调控网络重编程来实现功能基因及相应产物的差异表达,因此其抗旱机制是保护性蛋白和水通道蛋白互相配合,共同维持细胞稳态,从而增强植物的抗水分亏缺能力。LEA 蛋白及热激蛋白(HSPs)为主要的保护性蛋白,在细胞应对外界胁迫时有着明确的协同互补功能,能在低水势条件下稳定蛋白质及膜结构,有效防止非特异性聚集及氧化损伤(Hao et al., 2025)。更关键的是,LEA 蛋白不仅是被动的保护因子,还能够主动调节 ABA 信号,从而快速激活下游耐旱基因的表达(Dalal et al., 2009)。密罗木脱水-复水响应实验证实,LEA 蛋白及其它渗透保护相关基因在极端干旱条件下显著上调表达(Ma et al., 2015)。此外,怪柳(*Tamarix chinensis*)和多枝怪柳(*T. ramosissima*)的转录响应分析结果也显示,脱水素蛋白(dehydrins)作为典型的 LEA 蛋白,其调控基因在水分亏缺时

上调,且其功能与细胞结构保护及耐脱水性相关(Swaminathan et al., 2020)。HSPs 作为经典的分子伴侣,有明确的生理功能,能够稳定蛋白折叠,抑制脱水诱导的聚集,因此有利于维持酶活性及细胞完整性(Jacob et al., 2017)。小沙冬青的转录组分析结果对此进行了验证,干旱条件下 HSP70 及小热激蛋白(sHSPs)显著上调,并与滞水保护、蛋白稳态维持有直接的遗传联系(Wang et al., 2023)。对沙漠旱生植物沙芥(*Pugionium cornutum*)的研究进一步验证了 HSP70 在旱生植物抗旱中的核心作用(Xu and Wang, 2024)。水通道蛋白(aquaporins, AQPs)是一类膜内控制水分子跨膜运输的重要调节因子,其表达差异和翻译后修饰导致旱生植物不同 AQP 蛋白在干旱胁迫下发生组织水分动态分配及运输方式的改变。例如,霸王 *ZxPIP1;3* 可在根系尖端伸长区被诱导特异性表达,调节根系吸水的同时还促进叶片蒸腾(Li et al., 2021)。

旱生植物的抗旱机制是一个多层次多路径的系统应答过程。干旱信号在膜上的感知、核心信号级联放大、枢纽转录因子重编程以及水分胁迫防护蛋白和水通道蛋白等功能基因的差异表达来调控水分、改变器官形态的过程,是一个由多层次多路径组成的系统应答过程(图 2)。正是分子层面的调控才使旱生植物出现根系深扎、气孔闭合、叶片退化以及角质层增厚等特征。相关分子机制也是组成旱生植物适应极端干旱条件并维持细胞稳态及生命活动的重要因素。

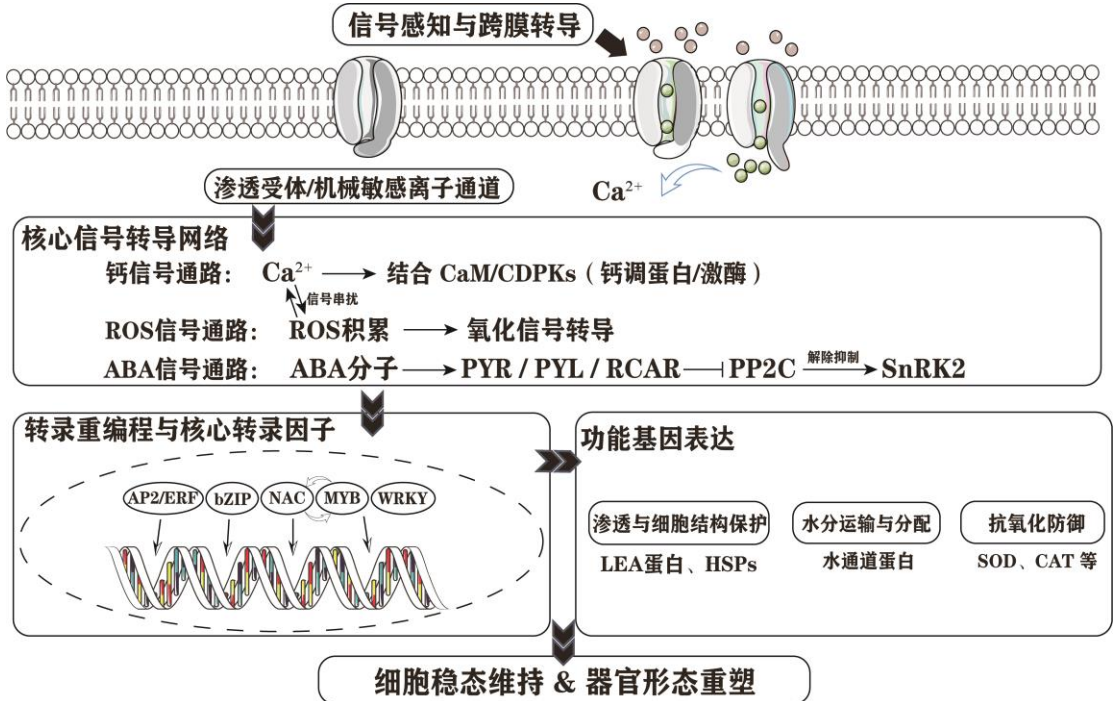


图 2 旱生植物应对干旱胁迫的分子调控网络  
Figure 2 The molecular regulatory network in xerophytes responding to drought stress

#### 4 讨论与展望

##### 4.1 形态与分子机制的统一

根系加深或侧根增多常被当作干旱环境下的被动适应性表型反应,但是近年来大量研究表明,此类形态变化实质上是由植物内在分子网络精密调控的结果,且与水分梯度、激素平衡、碳分配及力学信号等诸多因素高度协同。旱生植物在长期波动的水分限制环境中演化出种种适应性形态,其形态调整通常有明确的遗传基础,又与复杂的信号传递网络直接联结。因此,仅依靠表型筛选来推进抗旱育种必然难以为植物的产量及稳定性找到最佳平衡。更合理、更有效的策略是锁定旱生植物中经过充分验证的核心遗传位点,系统、审慎地协调器官建成与激素动态调节,在保障关键农艺性状的前提下提高耐旱能力。

##### 4.2 深度组学挖掘与因果机制验证

多组学联合分析已成为解析植物耐旱机制的主流技术路径,利用该方法能更可靠准确地鉴定候选基因及关键调控通路,也由此为基因功能验证、分子育种提供明确的坐标。对于旱生植物这类耐逆物种,多组学筛选所得的高置信度位点实质上就是连接自然适应机制与作物

改良的理想桥梁。因此,将相关性分析、基因功能验证、调控机制解析等多种方法结合,再借助 qPCR、基因编辑及表型评价等手段,才能真正把候选基因从数据层面推进到育种应用。

#### 4.3 表观遗传调控与胁迫记忆的构建

旱生植物在漫长的进化过程中不仅形成了稳定的抗逆机制,还具有应对周期性干旱的胁迫记忆能力。DNA 甲基化及组蛋白修饰被认为是这种胁迫记忆的主要分子载体,而长期生活在动态变化生境中的植物,其表观基因组的稳态调节能力更强。因此,今后相关研究可聚焦 3 个方面。(1) 动态甲基化图谱,即分析干旱-复水循环中关键基因去甲基化及转录激活的动态关系。(2) 组蛋白修饰及染色质重塑,即转录激活、抑制标记在胁迫记忆阶段如何维持特定基因位点的开放状态。(3) 跨代遗传机制,尤其是对于一年生短命旱生植物,系统考察表观遗传变异是否能通过减数分裂传递给后代并提高子代的适应性。对这些表观遗传机制的深入解析将为利用表观育种策略培育长效抗旱记忆作物新品种提供重要的理论依据。

#### 4.4 现实环境下的功能验证与遗传改良

虽然温室实验对抗旱机理研究有极好的奠基作用,但田间环境的多变性及多种胁迫因子往往会削弱基因效应的稳定性,故而强化田间功能验证及遗传改良评估是必要步骤。旱生植物是天然的抗旱适应资源,因此用系统遗传学的方法整合自然群体的转录组数据及表型数据,有利于鉴定与耐旱性直接相关的共表达模块及 eQTL 位点。更重要的是,结合多环境实验、GWAS 分析及网络模型构建预测框架,才能真正建立适应真实农田条件的作物改良体系。

干旱适应本质上是一个跨组织、跨尺度的复杂系统工程,需考虑到形态重塑、信号整合及基因调控网络三者的协同作用。因此今后作物抗旱改良应摆脱单一基因调控的思维定式,从网络稳态维持、细胞类型特异性调控、多变环境中的协调性及稳定性等方面出发,有系统、有层次地进行从分子到生态系统的优化,从而培育出兼具抗旱性与高产稳产的新品种。

**利益冲突:** 所有作者均声明不存在利益冲突

**Conflict of Interests:** The authors declare that there is no conflict of interests.

©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

#### 参考文献

- 余树勋, 吴应祥 (1993). 花卉词典. 北京: 农业出版社. <https://kns.cnki.net/knavi/>.
- Abo Amin S, Hayat F, Alyafei M (2025). Drought tolerance strategies of some native plants in the UAE desert: growth, biochemical, and antioxidant insights. *BMC Plant Biol* 25, 1374.
- Bueno A, Alfarhan A, Arand K, Burghardt M, Deininger AC, Hedrich R, Leide J, Seufert P, Staiger S, Riederer M (2019). Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *J Exp Bot* 70, 1613–1625.
- Chen P, Jiang L, Yang W, Wang L, Wen Z (2022). Seed germination response and tolerance to different abiotic stresses of four salsola species growing in an arid environment. *Front Plant Sci* 13, 892667.
- Chen X, Zhao C, Yun P, Yu M, Zhou M, Chen ZH, Shabala S (2024). Climate-resilient crops: lessons from xerophytes. *Plant J* 117, 1815–1835.
- Cheng Y, Sun J, Jiang M, Luo Z, Wang Y, Liu Y, Li W, Hu B, Dong C, Ye K, Li Z, Deng F, Wang L, Cao L, Cao S, Pan C, Zheng P, Wang S, Aslam M, Qin Y (2023). Chromosome-scale genome sequence of *Suaeda glauca* sheds light on salt stress tolerance in halophytes. *Hortic Res* 10, uhad161.
- Dalal M, Tayal D, Chinnusamy V, Bansal KC (2009). Abiotic stress and ABA-inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* plays a key role in salt and drought tolerance. *J Biotechnol* 139, 137–145.
- Dhiman V, Marik D, Amrita, Shekhawat RS, Swain AK, Dey A, Yadav P, Pal A, Dey S, Sadhukhan A (2025). AP2/ERF transcription factor orthologs of the desert tree *Prosopis cineraria* show higher copy number and DNA-binding affinity than drought-sensitive species. *J Plant Growth Regul* 44, 2139–2163.
- Dorjee T, Tan J, Zuo Q, Zheng L, Liu Q, Sun H, Zhou Y, Gao F (2024). Chromosome-

- scale genome analysis of *Apocynum venetum* sheds light on apocynum phylogenetics, bast fiber development, and flavonoid synthesis. *Indust Crops Prod* **212**, 118325.
- Du C, Ni X, Yan M, Meng Q, He J** (2025). Physiological and transcriptome analysis reveals the mechanism of *Gymnocarpus przewalskii* response to drought stress. *BMC Plant Biol* **25**, 155.
- Du C, Zhao P, Zhang H, Li N, Zheng L, Wang Y** (2017). The *Reaumuria trigyna* transcription factor RtWRKY1 confers tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *J Plant Physiol* **215**, 48–58.
- Ehleringer JR, Mooney HA** (1978). Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia* **37**, 183–200.
- Fan X, Hao X, Zhang S, Zhao Z, Zhang J, Li Y** (2023). *Populus euphratica* counteracts drought stress through the dew coupling and root hydraulic redistribution processes. *Ann Bot* **131**, 451–461.
- Feng L, Teng F, Li N, Zhang JC, Zhang BJ, Tsai SN, Yue XL, Gu LF, Meng GH, Deng T Q, Tong SW, Wang CM, Li Y, Shi W, Zeng YL, Jiang YM, Yu W, Ngai SM, An LZ, He JX** (2024). A reference-grade genome of the xerophyte *Ammopiptanthus mongolicus* sheds light on its evolution history in legumes and drought-tolerance mechanisms. *Plant Commun* **5**, 100891.
- Fernández-Molano GE, Méndez-Alonzo R, Alvarez-Añorve M, Terrazas T, Tinoco-Ojanguren C** (2025). Stomatal regulation, leaf water relations, and leaf phenology are coordinated in tree species from the Sonoran Desert.  *AoB Plants* **17**, plaf041.
- Flexas J, Bota J, Cifre J, Escalona J, Galmés J, Gulias J, Lefi EK, Martínez-Cañellas S, Moreno M, Ribas-Carbo M, Riera D, Sampol B, Medrano H** (2004). Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Ann Appl Biol* **144**, 273–283.
- Fradera-Soler M, Grace OM, Jørgensen B, Mravec J** (2022). Elastic and collapsible: current understanding of cell walls in succulent plants. *J Exp Bot* **73**, 2290–2307.
- Gao X, Huang X, Lo K, Dang Q, Wen R** (2021). Vegetation responses to climate change in the Qilian Mountain Nature Reserve, Northwest China. *Global Ecol Conserv* **28**, e01698.
- Gechev T, Lyall R, Petrov V, Bartels D** (2021). Systems biology of resurrection plants. *Cell Mol Life Sci* **78**, 6365–6394.
- Guo X, Yang G, Wang C, Ren Y, Han X, Wang N, Jia G, Qiao S** (2025). Improvement effects of different shrub sand fixation plantations on vegetation and soil in the Kubuqi Desert. *Front Plant Sci* **16**, 1688154.
- Haghpahan M, Hashemipetroudi S, Arzani A, Araniti F** (2024). Drought tolerance in plants: physiological and molecular responses. *Plants (Basel)* **13**, 2962.
- Hao C, Zhan X, Guo N, Liu J, Dayong C** (2025). LEA proteins and ABA signaling: reciprocal regulation in stress adaptation. *Front Plant Sci* **16**, 1715223.
- Hao X, Wang S, Chen Y, Qu Y, Yao H, Shen Y** (2020). Genome-wide identification and analysis of the WRKY gene family in the xerophytic evergreen *Ammopiptanthus nanus*. *Agronomy* **10**, 1634.
- He C, Liu W, Jin M, Li Y, Wu Y, Shan L, Chong P, Wei M, Hu F, Liu Y, Li C, Zhang Q** (2025). Analysis of full length transcriptome and resistance characteristics of *Atraphaxis bracteata* under drought. *Sci Rep* **15**, 807.
- Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP** (2005). Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct Plant Biol* **32**, 737–748.
- Hu H, Bao W, Huang L, Li F** (2024). Shifting patterns in fine root distribution of four xerophytic species across soil structural gradients and years of growth. *Ecol Evol* **14**, e10889.
- Jacob P, Hirt H, Bendahmane A** (2017). The heat-shock protein/chaperone network and multiple stress resistance. *Plant Biotechnol J* **15**, 405–414.
- Jaiswal SK, Mahajan S, Chakraborty A, Kumar S, Sharma VK** (2021). The genome sequence of *Aloe vera* reveals adaptive evolution of drought tolerance mechanisms. *iScience* **24**, 102079.
- Jia H, Zhang J, Li J, Sun P, Zhang Y, Xin X, Lu M, Hu J** (2019). Genome-wide transcriptomic analysis of a desert willow, *Salix psammophila*, reveals the function of

- hub genes *SpMDP1* and *SpWRKY33* in drought tolerance. *BMC Plant Biol* **19**, 356.
- Kalra A, Goel S, Elias AA** (2024). Understanding role of roots in plant response to drought: way forward to climate-resilient crops. *Plant Genome* **17**, e20395.
- Kim G, Ryu H, Sung J** (2022). Hormonal crosstalk and root suberization for drought stress tolerance in plants. *Biomolecules* **12**, 811.
- Kirschner GK, Xiao TT, Blilou I** (2021). Rooting in the desert: a developmental overview on desert plants. *Genes (Basel)* **12**, 709.
- Kou X, Han W, Kang J** (2022). Responses of root system architecture to water stress at multiple levels: a meta-analysis of trials under controlled conditions. *Front Plant Sci* **13**, 1085409.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL** (2008). *Plant Physiological Ecology*, Vol. 2. Berlin: Springer Verlag.
- Lee BR, Park SH, Muchlas M, Bae DW, Kim TH** (2025). Biochar application alleviates drought-induced oxidative stress by activating the salicylic acid-mediated glutathione synthesis pathway in *Brassica napus*. *BMC Plant Biol* **25**, 1582.
- Lei F, Liang Y, Yang R, Yang Q, Bai W, Yin F, Zhang D, Li X** (2024). ScbZIP1 positively regulates desiccation tolerance of desert moss *Syntrichia caninervis* by ROS scavenging and photosynthesis pathways. *Environ Exper Bot* **224**, 105817.
- Li HJ, Bai WP, Liu LB, Liu HS, Wei L, Garant TM, Kalinger RS, Deng YX, Wang GN, Bao AK, Ma Q, Rowland O, Wang SM** (2023). Massive increases in C<sub>31</sub> alkane on *Zygophyllum xanthoxylum* leaves contribute to its excellent abiotic stress tolerance. *Ann Bot* **131**, 723–736.
- Li M, Li M, Li D, Wang SM, Yin H** (2021). Overexpression of the *Zygophyllum xanthoxylum* aquaporin, ZxPIP1;3, promotes plant growth and stress tolerance. *Int J Mol Sci* **22**, 2112.
- Li X, Liu H, Li C, Li Y** (2024). A systematic review on the morphology structure, propagation characteristics, resistance physiology and exploitation and utilization of *Nitraria tangutorum* Bobrov. *PeerJ* **12**, e17830.
- Li X, Liu S, Wang Q, Wu H, Wan Y** (2019). The effects of environmental light on the reorganization of chloroplasts in the resurrection of *Selaginella tamariscina*. *Plant Signal Behav* **14**, 1621089.
- Li X, Zhang D, Gao B, Liang Y, Yang H, Wang Y, Wood AJ** (2017). Transcriptome-wide identification, classification, and characterization of AP2/ERF family genes in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Front Plant Sci* **8**, 262.
- Li X, Zhang D, Li H, Wang Y, Zhang Y, Wood AJ** (2014). EsDREB2B, a novel truncated DREB2-type transcription factor in the desert legume *Eremosparton songoricum*, enhances tolerance to multiple abiotic stresses in yeast and transgenic tobacco. *BMC Plant Biol* **14**, 44.
- Li Z, Liang F, Zhang T, Fu N, Pei X, Long Y** (2021). Enhanced tolerance to drought stress resulting from *Caragana korshinskii* CkWRKY33 in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genom Data* **22**, 11.
- Li ZK, Gong XW, Wang JL, Chen YD, Liu FY, Li HP, Lü GH** (2023). Foliar water uptake improves branch water potential and photosynthetic capacity in *Calligonum mongolicum*. *Ecol Indica* **146**, 109825.
- Liang J, Liu X, Xu L, Mu R, Shen N, Li S, Cheng C, Ren Y, Ma L, Wang B, Yao Z, Zhang H** (2024). A novel NAC transcription factor from *Haloxylon ammodendron* promotes reproductive growth in *Arabidopsis thaliana* under drought stress. *Environ Exper Bot* **228**, 106043.
- Liu H, Song S, Zhang H, Li Y, Niu L, Zhang J, Wang W** (2022). Signaling transduction of ABA, ROS, and Ca<sup>2+</sup> in plant stomatal closure in response to drought. *Inter J Mol Sci* **23**, 14824.
- Liu JN, Fang H, Liang Q, Dong Y, Wang C, Yan L, Ma X, Zhou R, Lang X, Gai S, Wang L, Xu S, Yang KQ, Wu D** (2022). Genomic analyses provide insights into the evolution and salinity adaptation of halophyte *Tamarix chinensis*. *Gigascience* **12**, giad053.
- Liu R, Feng X, Li C, Ma J, Wang Y, Li Y** (2022). The importance of stem photosynthesis for two desert shrubs across different groundwater depths. *Front Plant Sci* **13**, 804786.
- Liu S, Xu G, Chen T, Wu X, Li Y** (2023). Quantifying the effects of precipitation exclusion

- and groundwater drawdown on functional traits of *Haloxylon ammodendron*—how does this xeric shrub survive the drought? *Sci Total Environ* **904**, 166945.
- Lu J, Li N, Li G, Tian Z, Shi L, Wang Y, Cai Y, Zhang K, Sun W, Wang D, Lin J, Huang J, Wu C, Yan K, Zhang S, Zheng C, Yang G** (2024). N-glycosylation of SnRK2s affects NADPH maintenance in peroxisomes during prolonged ABA signaling. *Nat Commun* **15**, 6630.
- Lu X, Zhang X, Duan H, Lian C, Liu C, Yin W, Xia X** (2018). Three stress-responsive NAC transcription factors from *Populus euphratica* differentially regulate salt and drought tolerance in transgenic plants. *Physiol Plant* **162**, 73–97.
- Luo Y, Gong Y** (2023). A diversity of desert shrub communities and its relationship with climatic factors in Xinjiang. *Forests* **14**, 178.
- Lv Y, Yun L, Jia M, Jia X** (2024). GGE biplot analysis for genotype × environment interactions affecting the seed shattering of *Psathyrostachys juncea*. *Heliyon* **10**, e39105.
- Lynch J P** (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann Bot* **112**, 347–357.
- Ma B, Zhang J, Guo S, Xie X, Yan L, Chen H, Zhang H, Bu X, Zheng L, Wang Y** (2024). RtNAC055 promotes drought tolerance via a stomatal closure pathway linked to methyl jasmonate/hydrogen peroxide signaling in *Reaumuria trigyna*. *Hortic Res* **11**, uhae001.
- Ma C, Wang H, Macnish AJ, Estrada-Melo AC, Lin J, Chang Y, Reid MS, Jiang CZ** (2015). Transcriptomic analysis reveals numerous diverse protein kinases and transcription factors involved in desiccation tolerance in the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolia*. *Hortic Res* **2**, 15034.
- Ma Q, Liu HS, Li HJ, Bai WP, Gao QF, Wu SD, Yin XX, Chen QQ, Shi YQ, Gao TG, Bao AK, Yin HJ, Li L, Rowland O, Hepworth SR, Luan S, Wang SM** (2024). Genomic analysis reveals phylogeny of Zygophyllales and mechanism for water retention of a succulent xerophyte. *Plant Physiol* **195**, 617–639.
- Margay AR, Mehmood A, Bashir L** (2024). Review on hormonal regulation of drought stress response in plants. *Inter J Plant Soil Sci* **36**, 902–916.
- McAdam SA, Brodribb TJ** (2015). The evolution of mechanisms driving the stomatal response to vapor pressure deficit. *Plant Physiol* **167**, 833–843.
- Melnikova NV, Arkhipov AA, Zubarev YA, Novakovskiy RO, Turba AA, Pushkova EN, Zhernova DA, Mazina AS, Dvorianinova EM, Sigova EA, Krasnov GS, Ruan C, Borkhert EV, Dmitriev AA** (2025). Genetic diversity of *Hippophae rhamnoides* varieties with different fruit characteristics based on whole-genome sequencing. *Front Plant Sci* **16**, 1542552.
- Miyazawa Y, Takahashi H** (2020). Molecular mechanisms mediating root hydrotropism: what we have observed since the rediscovery of hydrotropism. *J Plant Res* **133**, 3–14.
- Mohanta TK, Mohanta YK, Kaushik P, Kumar J** (2024). Physiology, genomics, and evolutionary aspects of desert plants. *J Adv Res* **58**, 63–78.
- Paez-Garcia A, Motes CM, Scheible WR, Chen R, Blancaflor EB, Monteros MJ** (2015). Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants* **4**, 334–355.
- Pang T, Guo L, Shim D, Cannon N, Tang S, Chen J, Xia X, Yin W, Carlson JE** (2015). Characterization of the transcriptome of the xerophyte *Ammopiptanthus mongolicus* leaves under drought stress by 454 pyrosequencing. *PLoS One* **10**, e0136495.
- Qian C, Yan X, Fang T, Yin X, Zhou S, Fan X, Chang Y, Ma XF** (2021). Genomic adaptive evolution of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) and its implications for desert ecosystem restoration. *Front Genet* **12**, 656061.
- Rangani J, Panda A, Parida AK** (2020). Metabolomic study reveals key metabolic adjustments in the xerohalophyte *Salvadora persica* L. during adaptation to water deficit and subsequent recovery conditions. *Plant Physiol Biochem* **150**, 180–195.
- Rao MJ, Duan M, Zhou C, Jiao J, Cheng P, Yang L, Wei W, Shen Q, Ji P, Yang Y, Conteh O, Yan D, Yuan H, Rauf A, Ai J, Zheng B** (2025). Antioxidant defense system in plants: reactive oxygen species production, signaling, and scavenging during abiotic stress-induced oxidative damage. *Horticulturae* **11**, 477.
- Rao S, Tian Y, Zhang C, Qin Y, Liu M, Niu S, Li Y, Chen J** (2023). The JASMONATE ZIM-domain-OPEN STOMATA1 cascade integrates jasmonic acid and abscisic acid signaling

- to regulate drought tolerance by mediating stomatal closure in poplar. *J Exp Bot* **74**, 443–457.
- Ripley BS, Abraham T, Klak C, Cramer MD** (2013). How succulent leaves of Aizoaceae avoid mesophyll conductance limitations of photosynthesis and survive drought. *J Exp Bot* **64**, 5485–5496.
- Sarker U, Oba S** (2018). Catalase, superoxide dismutase and ascorbate-glutathione cycle enzymes confer drought tolerance of *Amaranthus tricolor*. *Sci Rep* **8**, 16496.
- Song M, Gong W, Tian Y, Meng Y, Huo T, Liu Y, Zhang Y, Dang Z** (2024). Chromosome-level genome assembly and annotation of xerophyte secretahalophyte *Reaumuria soongarica*. *Sci Data* **11**, 812.
- Sumbur B, Gao F, Liu Q, Feng D, Bing J, Dorjee T, Li X, Sun H, Zhou Y** (2023). The characterization of *R2R3-MYB* genes in *Ammopiptanthus nanus* uncovers that the miR858-AnaMYB87 module mediates the accumulation of anthocyanin under osmotic stress. *Biomolecules* **13**, 1721.
- Sun J, Wang N, Niu Z** (2023). Effect of soil environment on species diversity of desert plant communities. *Plants (Basel)* **12**, 3465.
- Sun J, Xu J, Qiu C, Zhai J, Zhang S, Zhang X, Wu Z, Li, Z** (2024). The chromosome-scale genome and population genomics reveal the adaptative evolution of *Populus pruinosa* to desertification environment. *Hortic Res* **11**, uhae034.
- Sun J, Xu J, Qu W, Han X, Qiu C, Gai Z, Zhai J, Qin R, Liu H, Wu Z, Li Z** (2023). Genome-wide analysis of *R2R3-MYB* transcription factors reveals their differential responses to drought stress and ABA treatment in desert poplar (*Populus euphratica*). *Gene* **855**, 147124.
- Swaminathan P, Ohrtman M, Carinder A, Deuja A, Wang C, Gaskin J, Fennell A, Clay S** (2020). Water deficit transcriptomic responses differ in the invasive *Tamarix chinensis* and *T. ramosissima* established in the Southern and Northern United States. *Plants (Basel)* **9**, 86.
- Tang N, Chen QZ, Yang P, Wang LK, Zhang BJ** (2022). Root transcriptome of *Allium mongolicum* regel under drought stress conditions. *Inter J Agric Nat Resour* **49**, 22–35.
- Tao R, Liu Y, Chen S, Shityakov S** (2024). Meta-analysis of the effects of overexpressed bZIP transcription factors in plants under drought stress. *Plants (Basel)* **13**, 337.
- Tian H, Zhang H, Shi X, Ma W, Zhang J** (2024). Population genetic diversity and environmental adaptation of *Tamarix hispida* in the Tarim Basin, arid Northwestern China. *Heredity (Edinb)* **133**, 298–307.
- Vieira EA, Gaspar M, Caldeira CF, Munné-Bosch S, Braga MR** (2024). Desiccation tolerance in the resurrection plant *Barbacenia graminifolia* involves changes in redox metabolism and carotenoid oxidation. *Front Plant Sci* **15**, 1344820.
- Wang C, Jia G, Zhu L, Tian F** (2019). The complete chloroplast genome sequence of *Lycium ruthenicum* (Solanaceae), a traditional medicinal plant in China. *Mitochondrial DNA B Resour* **4**, 2495–2496.
- Wang L, Li Z, Lu M, Wang Y** (2017). ThNAC13, a NAC transcription factor from *Tamarix hispida*, confers salt and osmotic stress tolerance to transgenic *Tamarix* and *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* **8**, 635.
- Wang M, Zhang L, Tong S, Jiang D, Fu Z** (2022). Chromosome-level genome assembly of a xerophytic plant, *Haloxylon ammodendron*. *DNA Res* **29**, dsac006.
- Wang S, Liu Y, Hao X, Wang Z, Chen Y, Qu Y, Yao H, Shen Y** (2023). AnWRKY29 from the desert xerophytic evergreen *Ammopiptanthus nanus* improves drought tolerance through osmoregulation in transgenic plants. *Plant Sci* **336**, 111851.
- Wang S, Zhou H, He Z, Ma D, Sun W, Xu X, Tian Q** (2024). Effects of drought stress on leaf functional traits and biomass characteristics of *Atriplex canescens*. *Plants (Basel)* **13**, 2006.
- Wang Y, Smith JAC, Zhu XG, Long SP** (2023). Rethinking the potential productivity of crassulacean acid metabolism by integrating metabolic dynamics with shoot architecture, using the example of *Agave tequilana*. *New Phytol* **239**, 2180–2196.
- Wang Z, Chen W, Yang M, Jiang L, Wang Z, Ren C, Zhang X** (2025). *Haloxylon ammodendron* adapts to desert environments through seed polymorphism during diaspore germination and seedling establishment. *Front Plant Sci* **16**, 1527718.

- Wu H, Zhang Y, Zhang W, Pei X, Zhang C, Jia S, Li W (2015). Transcriptomic analysis of the primary roots of *Alhagi sparsifolia* in response to water stress. *PLoS One* **10**, e0120791.
- Wu Z, Chen G, Li E, Wang P (2026). *Pugionium Cornutum* (L.) Gaertn. *PcHSP17.8* gene confers drought stress tolerance to transgenic *Arabidopsis*. *J Plant Growth Regul* (online).
- Xi JJ, Chen HY, Bai WP, Yang RC, Yang PZ, Chen RJ, Hu TM, Wang SM (2018). Sodium-related adaptations to drought: new insights from the xerophyte plant *Zygophyllum xanthoxylum*. *Front Plant Sci* **9**, 1678.
- Xi Y, Cai Y, Li Z (2024). Physiological and metabolic changes in *Selaginella tamariscina* in response to desiccation and recovery. *Plant Growth Regul* **104**, 1535–1547.
- Xiang XY, Chen J, Xu WX, Qiu JR, Song L, Wang JT, Tang R, Chen D, Jiang CZ, Huang Z (2021). Dehydration-induced WRKY transcriptional factor MWRKY70 of *Myrothamnus flabellifolia* enhanced drought and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Biomolecules* **11**, 327.
- Xie X, Gu Y, Wang W, Abbas F, Qin S, Fu S, Mei J, Wang J, Ma D, Wen G, Yang Y, Sharma A, Wang X, Yan D, Zheng B, He Y, Yuan H (2023). Exogenous spermidine improved drought tolerance in *Ilex verticillata* seedlings. *Front Plant Sci* **14**, 1065208.
- Xing Y, Liu C, Zheng C, Li H, Yin H (2024). Evolution and function analysis of auxin response factors reveal the molecular basis of the developed root system of *Zygophyllum xanthoxylum*. *BMC Plant Biol* **24**, 81.
- Xu K, Wang P (2024). Transcriptome-wide identification of the Hsp70 gene family in *Pugionium cornutum* and functional analysis of PcHsp70-5 under drought stress. *Planta* **260**(4), 84.
- Xu W, Wang J, Tian C, Shi W, Wang L (2023). Genome-wide development of polymorphic microsatellite markers and genetic diversity analysis for the halophyte *Suaeda aralocaspica* (Amaranthaceae). *Plants (Basel)* **12**, 1865.
- Yan Q, Wu F, Ma T, Zong X, Ma Q, Li J, Zhao Y, Wang Y, Zhang J (2019). Comprehensive analysis of bZIP transcription factors uncovers their roles during dimorphic floret differentiation and stress response in *Cleistogenes songorica*. *BMC Genomics* **20**, 760.
- Yang F, Ding X, Lv G (2025). Quantitative proteomic analysis based on TMT reveals different responses of *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to long-term drought. *BMC Plant Biol* **25**, 480.
- Yang F, Lv G (2022a). Characterization of the gene expression profile response to drought stress in *Haloxylon* using PacBio single-molecule real-time and Illumina sequencing. *Front Plant Sci* **13**, 981029.
- Yang F, Lv G (2022b). Combined analysis of transcriptome and metabolome reveals the molecular mechanism and candidate genes of *Haloxylon* drought tolerance. *Front Plant Sci* **13**, 1020367.
- Yang G, Yu L, Zhang K, Zhao Y, Guo Y, Gao C (2017). A ThDREB gene from *Tamarix hispida* improved the salt and drought tolerance of transgenic tobacco and *T. hispida*. *Plant Physiol Biochem* **113**, 187–197.
- Yang X, Lu M, Wang Y, Wang Y, Liu Z, Chen S (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae* **7**, 50.
- Yang Y, Dong C, Li X, Du J, Qian M, Sun X, Yang Y (2016). A novel Ap2/ERF transcription factor from *Stipa purpurea* leads to enhanced drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep* **35**, 2227–2239.
- Yang Z, Liu Y, Han H, Zhao X, Chen S, Li G, Shi S, Feng J (2022). Physiological and transcriptome analyses reveal the response of *Ammopiptanthus mongolicus* to extreme seasonal temperatures in a cold plateau desert ecosystem. *Sci Rep* **12**, 10630.
- Yin H, Li M, Li D, Khan SA, Hepworth SR, Wang SM (2019). Transcriptome analysis reveals regulatory framework for salt and osmotic tolerance in a succulent xerophyte. *BMC Plant Biol* **19**, 88.
- Zhang D, Tian C, Mai W (2024). Exogenous sodium and calcium alleviate drought stress by promoting the succulence of *Suaeda salsa*. *Plants* **13**, 721.
- Zhang H, Zhao J, Zhang T, Wang G, Han Z, Meng Y, Bi J, Ren Y, Yang M (2025). Research progress of NAC transcription factors in woody plants. *Front Plant Sci* **16**,

1592898.

- Zhang J, Cheng K, Ma B, Zhang W, Zheng L, Wang Y** (2023). CaCl<sub>2</sub> promotes the cross adaptation of *Reaumuria trigyna* to salt and drought by regulating Na<sup>+</sup>, ROS accumulation and programmed cell death. *Plant Physiol Biochem* **195**, 214–227.
- Zhang Q, Shen H, Peng L, Tao Y, Zhou X, Yin B, Fan Z, Zhang J** (2024). Intraspecific variability of xylem hydraulic traits of *Calligonum mongolicum* growing in the desert of Northern Xinjiang, China. *Plants (Basel)* **13**, 3005.
- Zhang T, Zhao Y, Wang Y, Liu Z, Gao C** (2018). Comprehensive analysis of MYB gene family and their expressions under abiotic stresses and hormone treatments in *Tamarix hispida*. *Front Plant Sci* **9**, 1303.
- Zhang X, Bao W, Xie L, Yang Y, Wu Y, Li F** (2025). Distinctive drought adaptive strategies of fine roots in xerophytic species in response to stony soils. *Plant Physiol Biochem* **222**, 109709.
- Zhao K, He R, Zhang G, Qin F, Yue Y, Li L, Dong X** (2024). Screening and expression characteristics of plant type regulatory genes in *Salix psammophila*. *Forests* **15**, 103.
- Zhao M, Haxim Y, Liang Y, Qiao S, Gao B, Zhang D, Li X** (2022). Genome-wide investigation of AP2/ERF gene family in the desert legume *Eremosparton songoricum*: Identification, classification, evolution, and expression profiling under drought stress. *Front Plant Sci* **13**, 885694.
- Zou J, Hu W, Li Y, Zhu H, He J, Wang Y, Meng Y, Chen B, Zhao W, Wang S, Zhou Z** (2022). Leaf anatomical alterations reduce cotton's mesophyll conductance under dynamic drought stress conditions. *Plant J* **111**, 391–405.

## The Adaptation Mechanisms of Xerophytes: from Morphological Remodeling to Molecular Regulation

Mingyang Du<sup>1</sup>, Huiyan Xiong<sup>2</sup>, Ruijun Duan<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>College of Eco-environmental Engineering, Qinghai University, Xining 810016, China; <sup>2</sup>College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China

**Abstract** Drought stress has been recognized as a major impediment to global plant productivity and the stability of terrestrial ecosystems. Over long-term adaptation to arid environments, xerophytes have gradually developed a suite of coping strategies encompassing morphological, physiological, and molecular mechanisms, evolving unique and efficient drought resistance. Morphologically, xerophytes enhance water acquisition and reduce transpirational loss through root and leaf structural specialization and optimized root–shoot allocation. Physiologically, homeostasis is maintained via coordinated stomatal regulation, antioxidant defenses, and hormonal networks. At the molecular level, drought signals, mediated by Ca<sup>2+</sup> and ABA pathways, activate diverse transcription factors to regulate the expression of stress-responsive genes. This review elucidates the definition and classification of xerophytes, analyzes the multifaceted research progress on xerophytes in China, and explores the cross-scale synergistic mechanisms underlying their drought adaptation. It provides a theoretical foundation for understanding the evolutionary logic of plant adaptation to arid environments and offers new insights for addressing global climate change and advancing sustainable agricultural development.

**Key words** xerophytes, morphological adaptation, physiological response, molecular regulation, cross-scale collaboration

**Du MY, Xiong HY, Duan RJ** (2026). The adaptation mechanisms of xerophytes: from morphological remodeling to molecular regulation. *Chin Bull Bot* **61**, 1–20.

\* Author for correspondence. E-mail: ruijunduan@163.com

(责任编辑: 白羽红)

附表 1 中国典型旱生植物及其生态特征概览  
Appendix table 1 Overview of typical xerophytes in China and their ecological characteristics

| 物种名<br>(拉丁名)                     | 物种名<br>(中文名) | 科                       | 生活型   | 中国主要分布区域        | 典型生境                | 主要生态功能             | 参考文献               |
|----------------------------------|--------------|-------------------------|-------|-----------------|---------------------|--------------------|--------------------|
| <i>Zygophyllum xanthoxylon</i>   | 霸王           | Zygophyllaceae<br>(蒺藜科) | 灌木    | 内蒙古西部、宁夏西部、青海   | 干旱荒漠、半荒漠            | 沙地固沙、防风、荒漠生态稳定性    | Ma et al., 2024    |
| <i>Suaeda glauca</i>             | 碱蓬           | Amaranthaceae<br>(苋科)   | 半灌木   | 甘肃、宁夏、青海、内蒙古    | 盐碱地、荒漠低地            | 盐碱地修复、植被覆盖、固沙      | Cheng et al., 2023 |
| <i>Suaeda aralocaspica</i>       | 异子蓬          | Amaranthaceae<br>(苋科)   | 一年生草本 | 新疆、甘肃、青海        | 盐碱荒地、干旱砾质土壤         | 盐碱荒地植被稳定           | Xu et al., 2023    |
| <i>Haloxylon ammodendron</i>     | 梭梭           | Amaranthaceae<br>(苋科)   | 灌木    | 新疆、甘肃西部、内蒙古西部   | 干旱荒漠、砾质沙地           | 固沙、降低风蚀、维持荒漠生态系统结构 | Wang et al., 2025  |
| <i>Calligonum mongolicum</i>     | 沙拐枣          | Fabaceae<br>(豆科)        | 灌木    | 宁夏、甘肃、内蒙古、陕西北部  | 半固定或流动沙丘            | 固氮、改良土壤、沙地植被恢复     | Zhang et al., 2024 |
| <i>Populus euphratica</i>        | 胡杨           | Salicaceae<br>(杨柳科)     | 小乔木   | 新疆、甘肃、内蒙古干旱河谷   | 干旱河谷、盐碱地            | 抗旱抗盐、防风固沙、维持河谷生态   | Sun et al., 2024   |
| <i>Artemisia ordosica</i>        | 油蒿           | Asteraceae<br>(菊科)      | 半灌木   | 鄂尔多斯高原、陕甘宁交界区   | 半干旱草原与沙地过渡带         | 防风固沙、先锋群落建成        | Guo et al., 2025   |
| <i>Salix psammophila</i>         | 沙柳           | Salicaceae<br>(杨柳科)     | 灌木    | 内蒙古西部、宁夏、陕北     | 河漫滩、沙地及干旱草原         | 固沙护岸、水土保持          | Zhao et al., 2024  |
| <i>Psathyrostachys juncea</i>    | 野生黑麦草        | Poaceae<br>(禾本科)        | 多年生草本 | 内蒙古、新疆、青海       | 干旱草原、荒漠草原           | 草地恢复、牧草资源          | Lv et al., 2024    |
| <i>Salsola junatovii</i>         | 天山猪毛菜        | Chenopodiaceae<br>(藜科)  | 半灌木   | 新疆荒漠            | 干旱砾质荒漠              | 荒漠植被稳定、耐旱性研究模型     | Chen et al., 2022  |
| <i>Ammopiptanthus mongolicus</i> | 沙冬青          | Fabaceae<br>(豆科)        | 灌木    | 内蒙古西部、宁夏、甘肃河西走廊 | 荒漠草原、沙砾质荒漠          | 防风固沙、生物固氮          | Pang et al., 2015  |
| <i>Caragana korshinskii</i>      | 柠条锦鸡儿        | Fabaceae<br>(豆科)        | 灌木    | 内蒙古、宁夏、甘肃、陕西、山西 | 干旱沙地、黄土丘陵区、荒漠和半荒漠地区 | 防风固沙、水土保持          | Li et al., 2021    |

|                                |        |                         |          |                    |                      |                          |                        |
|--------------------------------|--------|-------------------------|----------|--------------------|----------------------|--------------------------|------------------------|
| <i>Cleistogenes songorica</i>  | 无芒隐子草  | Poaceae<br>(禾本科)        | 多年生草本    | 内蒙古、宁夏、甘肃、新疆、陕西    | 干旱草原、荒漠或半荒漠沙质地       | 优良牧草，荒漠草原旱生种             | Yan et al., 2019       |
| <i>Tamarix hispida</i>         | 刚毛柽柳   | Tamaricaceae<br>(柽柳科)   | 灌木       | 新疆、青海、甘肃、宁夏、内蒙古    | 荒漠重盐碱地、盐碱化草甸和沙丘间     | 泌盐耐盐、改良盐碱土、防风护岸          | Tian et al., 2024      |
| <i>Agriophyllum squarrosum</i> | 沙蓬     | Chenopodiaceae<br>(藜科)  | 一年生草本    | 河北、河南、山西、内蒙古等      | 荒漠沙丘、荒漠草原            | 固沙先锋植物、饲用植物              | Qian et al., 2021      |
| <i>Allium mongolicum</i>       | 蒙古韭    | Amaryllidaceae<br>(石蒜科) | 多年生草本    | 内蒙古、甘肃、新疆、宁夏       | 荒漠、砂地或干旱山坡           | 重要经济价值食用)、防风阻沙           | Tang et al., 2022      |
| <i>Apocynum venetum</i>        | 罗布麻    | Apocynaceae<br>(夹竹桃科)   | 多年生草本    | 新疆、青海、甘肃、陕西、山西、河北  | 盐碱荒地、沙漠边缘、戈壁荒滩       | 减少水土流失、抑制沙漠扩张、逆转土地沙化     | Dorjee et al., 2024    |
| <i>Atraphaxis bracteata</i>    | 沙木蓼    | Chenopodiaceae<br>(藜科)  | 灌木       | 内蒙古、宁夏、甘肃、青海及陕西    | 流动沙丘低地及半固定沙丘         | 蜜源植物，饲用植物，固沙树种           | He et al., 2025        |
| <i>Eremosparton songoricum</i> | 准噶尔无叶豆 | Fabaceae<br>(豆科)        | 半灌木      | 新疆准噶尔盆地            | 流动或半固定的沙地            | 优良先锋固沙植物                 | Li et al., 2014        |
| <i>Reaumuria trigyna</i>       | 黄花红砂   | Tamaricaceae<br>(柽柳科)   | 灌木       | 内蒙古、宁夏、甘肃          | 砂砾地、石质山坡等草原化荒漠       | 极耐旱耐盐、强泌盐能力、荒漠草原建群种      | Ma et al., 2024        |
| <i>Lycium ruthenicum</i>       | 黑果枸杞   | Solanaceae<br>(茄科)      | 多棘刺灌木    | 陕西、宁夏、甘肃、青海、新疆、西藏  | 盐碱地、盐化沙地、河湖沿岸、干河床    | 耐寒、耐高温、耐盐碱、耐干旱，具有较高的经济价值 | Wang et al., 2019      |
| <i>Pugionium cornutum</i>      | 沙芥     | Brassicaceae<br>(十字花科)  | 一年或二年生草本 | 内蒙古、陕西、宁夏、甘肃       | 流动沙丘间、落沙坡脚、平坦沙地      | 天然保健食品，固沙植物              | Wu et al., 2026        |
| <i>Hippophae rhamnoides</i>    | 中国沙棘   | Elaeagnaceae<br>(胡颓子科)  | 灌木或乔木    | 内蒙古、山西、陕西、甘肃、青海、四川 | 向阳的山脊、干涸河床地，多砾石或沙质土壤 | 药食同源植物，保土固沙植物及薪炭林树种      | Melnikova et al., 2025 |
| <i>Stipa purpurea</i>          | 紫花针茅   | Poaceae<br>(禾本科)        | 多年生草本    | 新疆、四川、甘肃、青海、西藏     | 干旱阳坡、丘陵，高原剥蚀面，宽坦的阶地  | 饲用牧草，水土保持、防止沙化           | Yang et al., 2016      |

筛选标准基于中国干旱区生态优势种且具备多组学数据或转基因功能验证支持的物种。

附表 2 旱生植物中参与干旱胁迫反应的转录因子  
Appendix table 2 Transcription factors involved in drought stress responses in xerophytes

| 转录因子    | 基因名                              | 植物种名                                         | 功能描述                                                             | 参考文献                |
|---------|----------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------|
| AP2/ERF | <i>EsDREB2B</i>                  | 准噶尔无叶豆<br>( <i>Eremosparton songoricum</i> ) | 一种新型截短型 DREB2 转录因子, 赋予非生物胁迫耐受性, 包括干旱、热胁迫等                        | Li et al., 2014     |
|         | <i>PcDREB2F</i>                  | 灰牧豆树<br>( <i>Prosopis cineraria</i> )        | DREB2 亚家族, 通过 ABA 非依赖通路应对干旱、热胁迫                                  | Dhiman et al., 2025 |
|         | <i>AmERF2</i>                    | 小沙冬青<br>( <i>Ammopiptanthus nanus</i> )      | 一种仅在小沙冬青中存在的乙烯响应因子; 异位表达可显著提高转基因植株的干旱耐受性                         | Feng et al., 2024   |
|         | <i>ThDREB</i>                    | 刚毛柽柳<br>( <i>Tamarix hispida</i> )           | 在干旱胁迫高度诱导; 过表达提高了对 NaCl 和甘露醇的耐受性, 增强了抗氧化酶活性                      | Yang et al., 2017   |
|         | <i>ScAP2/ERF</i>                 | 齿肋赤藓<br>( <i>Syntrichia caninervis</i> )     | 在干燥脱水条件下表达明显增强, 是极端干旱耐受机制的重要候选基因来源                               | Li et al., 2017     |
|         | <i>ThNAC13</i>                   | 刚毛柽柳<br>( <i>Tamarix hispida</i> )           | 过表达诱导超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性, 增加叶绿素和脯氨酸含量, 降低 ROS 和 MDA 水平以及干旱胁迫下的电解质渗漏。 | Wang et al., 2017   |
| NAC     | <i>HaNAC12</i>                   | 梭梭<br>( <i>Haloxylon ammodendron</i> )       | 通过调节脂肪酸代谢、增加不饱和脂肪酸以减少膜损伤来促进干旱胁迫下转基因拟南芥的繁殖生长。                     | Liang et al., 2024  |
|         | <i>ZxNAC083</i>                  | 霸王<br>( <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> )     | NAC 转录因子在根系中被干旱高度诱导; 过表达赋予其干旱的耐受性。                               | Yin et al., 2019    |
|         | <i>PeNAC036</i>                  | 胡杨<br>( <i>Populus euphratica</i> )          | 在干旱和盐胁迫下被强烈诱导; 正向调节干旱和盐耐受性; 过表达增强耐受性                             | Lu et al., 2018     |
|         | <i>RtNAC055</i>                  | 黄花红砂<br>( <i>Reaumuria trigyna</i> )         | 新型 NAC 基因, 通过气孔关闭途径促进耐旱性                                         | Ma et al., 2024     |
| MYB     | <i>AnaMYB1</i>                   | 小沙冬青<br>( <i>Ammopiptanthus nanus</i> )      | 在渗透胁迫下上调; 属于参与干旱胁迫响应的 R2R3-MYB 基因的一部分                            | Sumbur et al., 2023 |
|         | <i>HaMYB (Cluster-3181.1164)</i> | 梭梭<br>( <i>Haloxylon ammodendron</i> )       | 在干旱胁迫下高度表达; 调节干旱反应中的下游基因                                         | Yang and Lv, 2022a  |

|      |                           |                                             |                                                     |                    |
|------|---------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------|--------------------|
| bZIP | ZxMYB40                   | 霸王<br>( <i>Zygophyllum xanthoxylum</i> )    | 干旱胁迫和盐胁迫下，在根部差异表达，是增强抗旱应激响应转录因子网络的一部分               | Yin et al., 2019   |
|      | ThMYB13                   | 刚毛怪柳<br>( <i>Tamarix hispida</i> )          | 在 PEG 下诱导；过表达植株通过减少 ROS 积累、维持离子平衡和降低电解质渗漏来增强耐盐性和耐旱性 | Zhang et al., 2018 |
|      | PeR2R3-MYBs               | 胡杨<br>( <i>Populus euphratica</i> )         | 在干旱胁迫与脱落酸(ABA)处理下表达，通过 ABA-依赖或 ABA-非依赖途径参与干旱响应机制    | Sun and Xu, 2023   |
|      | CsbZIP22                  | 无芒隐子草<br>( <i>Cleistogenes songorica</i> )  | 在干旱胁迫下上调表达，作为 bZIP 家族成员参与干旱应激响应                     | Yan et al., 2019   |
|      | bZIP131                   | 沙冬青<br>( <i>Ammopiptanthus mongolicus</i> ) | 在干旱胁迫下上调表达，作为转录因子参与干旱响应调控                           | Pang et al., 2015  |
|      | HabZIP (Cluster-3181.181) | 梭梭<br>( <i>Haloxylon ammodendron</i> )      | 在干旱胁迫下高度表达，部分转录因子调节基因在干旱条件下的表达量上升                   | Yang and Lv, 2022a |
|      | ScbZIP1                   | 齿肋赤藓<br>( <i>Syntrichia caninervis</i> )    | 在干旱条件下显著响应；过表达的转基因植株表现出更低的水分流失率、更强的抗旱性              | Lei et al., 2024   |
| WRKY | CkWRKY33                  | 柠条锦鸡儿<br>( <i>Caragana korshinskii</i> )    | 过表达植株通过减少水分损失、改善脯氨酸积累和调节应激反应基因来增强耐旱性                | Li et al., 2021    |
|      | MfWRKY70                  | 密罗木<br>( <i>Myrothamnus flabellifolia</i> ) | 过表达植株通过促进生长、减少电解质渗漏、增加脯氨酸和增强抗氧化防御来提高耐旱性和耐盐性。        | Xiang et al., 2021 |
|      | RtWRKY1                   | 黄花红砂<br>( <i>Reaumuria trigyna</i> )        | 增强对干旱胁迫的耐受性；调控生长、渗透平衡、离子稳态和抗氧化系统                    | Du et al., 2017    |
|      | SpWRKY33                  | 北沙柳<br>( <i>Salix psammophila</i> )         | 干旱响应核心节点之一；过表达可以增强耐旱性。                              | Jia et al., 2019   |
|      | AnWRKY40                  | 小沙冬青<br>( <i>Ammopiptanthus nanus</i> )     | 植物对干旱胁迫反应的正调节因子；经干旱处理后，在根系中表达量上调                    | Hao et al., 2020   |

## 附表参考文献

- Chen P, Jiang L, Yang W, Wang L, Wen Z (2022). Seed germination response and tolerance to different abiotic stresses of four *Salsola* species growing in an arid environment. *Front Plant Sci* **13**, 892667.
- Cheng Y, Sun J, Jiang M, Luo Z, Wang Y, Liu Y, Li W, Hu B, Dong C, Ye K, Li Z, Deng F, Wang L, Cao L, Cao S, Pan C, Zheng P, Wang S, Aslam M, Qin Y (2023). Chromosome-scale genome sequence of *Suaeda glauca* sheds light on salt stress tolerance in halophytes. *Hortic Res* **10**, uhad161.
- Dhiman V, Marik D, Amrita Shekhawat RS, Swain AK, Dey A, Yadav P, Pal A, Dey S, Sadhukhan A (2025). AP2/ERF transcription factor orthologs of the desert tree *Prosopis cineraria* show higher copy number and DNA-binding affinity than drought-sensitive species. *J Plant Growth Regul* **44**, 2139–2163.
- Dorjee T, Tan J, Zuo Q, Zheng L, Liu Q, Sun H, Zhou Y, Gao F (2024). Chromosome-scale genome analysis of *Apocynum venetum* sheds light on apocynum phylogenetics, bast fiber development, and flavonoid synthesis. *Indust Crops Prod* **212**, 118325.
- Du C, Zhao P, Zhang H, Li N, Zheng L, Wang Y (2017). The *Reaumuria trigyna* transcription factor RtWRKY1 confers tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *J Plant Physiol* **215**, 48–58.
- Feng L, Teng F, Li N, Zhang JC, Zhang BJ, Tsai SN, Yue XL, Gu LF, Meng GH, Deng TQ, Tong SW, Wang CM, Li Y, Shi W, Zeng YL, Jiang YM, Yu W, Ngai SM, An LZ, He JX (2024). A reference-grade genome of the xerophyte *Ammopiptanthus mongolicus* sheds light on its evolution history in legumes and drought-tolerance mechanisms. *Plant Commun* **5**, 100891.
- Guo X, Yang G, Wang C, Ren Y, Han X, Wang N, Jia G, Qiao S (2025). Improvement effects of different shrub sand fixation plantations on vegetation and soil in the Kubuqi Desert. *Front Plant Sci* **16**, 1688154.
- Hao X, Wang S, Chen Y, Qu Y, Yao H, Shen Y (2020). Genome-wide identification and analysis of the WRKY gene family in the xerophytic evergreen *Ammopiptanthus nanus*. *Agronomy* **10**, 1634.
- He C, Liu W, Jin M, Li Y, Wu Y, Shan L, Chong P, Wei M, Hu F, Liu Y, Li C, Zhang Q (2025). Analysis of full length transcriptome and resistance characteristics of *Atraphaxis bracteata* under drought. *Sci Rep* **15**, 807.
- Jia H, Zhang J, Li J, Sun P, Zhang Y, Xin X, Lu M, Hu J (2019). Genome-wide transcriptomic analysis of a desert willow, *Salix psammophila*, reveals the function of hub genes *SpMDP1* and *SpWRKY33* in drought tolerance. *BMC Plant Biol* **19**, 356.
- Lei F, Liang Y, Yang R, Yang Q, Bai W, Yin F, Zhang D, Li X (2024). ScbZIP1 positively regulates desiccation tolerance of desert moss *Syntrichia caninervis* by ROS scavenging and photosynthesis pathways. *Environ Exp Bot* **224**, 105817.
- Li X, Zhang D, Gao B, Liang Y, Yang H, Wang Y, Wood AJ (2017). Transcriptome-wide identification, classification, and characterization of AP2/ERF family genes in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Front Plant Sci* **8**, 262.
- Li X, Zhang D, Li H, Wang Y, Zhang Y, Wood AJ (2014). EsDREB2B, a novel truncated DREB2-type transcription factor in the desert legume *Eremosparton songoricum*, enhances tolerance to multiple abiotic stresses in yeast and transgenic tobacco. *BMC Plant Biol* **14**, 44.
- Li Z, Liang F, Zhang T, Fu N, Pei X, Long Y (2021). Enhanced tolerance to drought stress resulting from *Caragana korshinskii* CkWRKY33 in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genom Data* **22**, 11.
- Liang J, Liu X, Xu L, Mu R, Shen N, Li S, Cheng C, Ren Y, Ma L, Wang B, Yao Z, Zhang H (2024). A novel NAC transcription factor from *Haloxylon ammodendron* promotes reproductive growth in *Arabidopsis thaliana* under drought stress. *Environ Exp Bot* **228**, 106043.
- Lu X, Zhang X, Duan H, Lian C, Liu C, Yin W, Xia X (2018). Three stress-responsive NAC transcription factors from *Populus euphratica* differentially regulate salt and drought tolerance in transgenic plants. *Physiol Plant* **162**, 73–97.
- Lv Y, Yun L, Jia M, Jia X (2024). GGE biplot analysis for genotype × environment interactions affecting the seed shattering of *Psathyrostachys juncea*. *Heliyon* **10**, e39105.

- Ma B, Zhang J, Guo S, Xie X, Yan L, Chen H, Zhang H, Bu X, Zheng L, Wang Y** (2024). RtnAC055 promotes drought tolerance *via* a stomatal closure pathway linked to methyl jasmonate/hydrogen peroxide signaling in *Reaumuria trigyna*. *Hortic Res* **11**, uhae001.
- Ma Q, Liu HS, Li HJ, Bai WP, Gao QF, Wu SD, Yin XX, Chen QQ, Shi YQ, Gao TG, Bao AK, Yin HJ, Li L, Rowland O, Hepworth SR, Luan S, Wang SM** (2024). Genomic analysis reveals phylogeny of Zygophyllales and mechanism for water retention of a succulent xerophyte. *Plant Physiol* **195**, 617–639.
- Melnikova NV, Arkhipov AA, Zubarev YA, Novakovskiy RO, Turba AA, Pushkova EN, Zhernova DA, Mazina AS, Dvorianinova EM, Sigova EA, Krasnov GS, Ruan C, Borkhert EV, Dmitriev AA** (2025). Genetic diversity of *Hippophae rhamnoides* varieties with different fruit characteristics based on whole-genome sequencing. *Front Plant Sci* **16**, 1542552.
- Pang T, Guo L, Shim D, Cannon N, Tang S, Chen J, Xia X, Yin W, Carlson JE** (2015). Characterization of the transcriptome of the xerophyte *Ammopiptanthus mongolicus* leaves under drought stress by 454 pyrosequencing. *PLoS One* **10**, e0136495.
- Qian C, Yan X, Fang T, Yin X, Zhou S, Fan X, Chang Y, Ma XF** (2021). Genomic adaptive evolution of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) and its implications for desert ecosystem restoration. *Front Genet* **12**, 656061.
- Sumbur B, Gao F, Liu Q, Feng D, Bing J, Dorjee T, Li X, Sun H, Zhou Y** (2023). The Characterization of R2R3-MYB genes in *Ammopiptanthus nanus* uncovers that the miR858-AnaMYB87 module mediates the accumulation of anthocyanin under osmotic stress. *Biomolecules* **13**, 1721.
- Sun J, Xu J, Qiu C, Zhai J, Zhang S, Zhang X, Wu Z, Li Z** (2024). The chromosome-scale genome and population genomics reveal the adaptative evolution of *Populus pruinosa* to desertification environment. *Hortic Res* **11**, uhae034.
- Sun J, Xu J, Qu W, Han X, Qiu C, Gai Z, Zhai J, Qin R, Liu H, Wu Z, Li Z** (2023). Genome-wide analysis of R2R3-MYB transcription factors reveals their differential responses to drought stress and ABA treatment in desert poplar (*Populus euphratica*). *Gene* **855**, 147124.
- Tang N, Chen QZ, Yang P, Wang LK, Zhang BJ** (2022). Root transcriptome of *Allium mongolicum* regel under drought stress conditions. *Inter J Agric Nat Resour* **49**, 22–35.
- Tian H, Zhang H, Shi X, Ma W, Zhang J** (2024). Population genetic diversity and environmental adaptation of *Tamarix hispida* in the Tarim basin, arid Northwestern China. *Heredity (Edinb)* **133**, 298–307.
- Wang C, Jia G, Zhu L, Tian F** (2019). The complete chloroplast genome sequence of *Lycium ruthenicum* (Solanaceae), a traditional medicinal plant in China. *Mitoch DNA B Resour* **4**, 2495–2496.
- Wang L, Li Z, Lu M, Wang Y** (2017). ThNAC13, a NAC transcription factor from *Tamarix hispida*, confers salt and osmotic stress tolerance to transgenic *Tamarix* and *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* **8**, 635.
- Wang Z, Chen W, Yang M, Jiang L, Wang Z, Ren C, Zhang X** (2025). *Haloxylon ammodendron* adapts to desert environments through seed polymorphism during diaspore germination and seedling establishment. *Front Plant Sci* **16**, 1527718.
- Wu Z, Chen G, Li E, Wang P** (2026). *Pugionium Cornutum* (L.) Gaertn. PchSP17.8 gene confers drought stress tolerance to transgenic *Arabidopsis*. *J Plant Growth Regul* (online)
- Xiang XY, Chen J, Xu WX, Qiu JR, Song L, Wang JT, Tang R, Chen D, Jiang CZ, Huang Z** (2021). Dehydration-induced WRKY transcriptional factor *MfWRKY70* of *Myrothamnus flabellifolia* enhanced drought and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Biomolecules* **11**, 327.
- Xu W, Wang J, Tian C, Shi W, Wang L** (2023). Genome-wide development of polymorphic microsatellite markers and genetic diversity analysis for the halophyte *Suaeda aralocaspica* (Amaranthaceae). *Plants (Basel)* **12**, 1865.
- Yan Q, Wu F, Ma T, Zong X, Ma Q, Li J, Zhao Y, Wang Y, Zhang J** (2019). Comprehensive analysis of bZIP transcription factors uncovers their roles during dimorphic floret differentiation and stress response in *Cleistogenes songorica*. *BMC Genomics* **20**, 760.
- Yang F, Lv G** (2022). Characterization of the gene expression profile response to drought stress in *Haloxylon* using PacBio single-molecule real-time and Illumina sequencing.

- Front Plant Sci* **13**, 981029.
- Yang G, Yu L, Zhang K, Zhao Y, Guo Y, Gao C** (2017). A *ThDREB* gene from *Tamarix hispida* improved the salt and drought tolerance of transgenic tobacco and *T. hispida*. *Plant Physiol Biochem* **113**, 187–197.
- Yang Y, Dong C, Li X, Du J, Qian M, Sun X, Yang Y** (2016). A novel Ap2/ERF transcription factor from *Stipa purpurea* leads to enhanced drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep* **35**, 2227–2239.
- Yin H, Li M, Li D, Khan SA, Hepworth SR, Wang SM** (2019). Transcriptome analysis reveals regulatory framework for salt and osmotic tolerance in a succulent xerophyte. *BMC Plant Biol* **19**, 88.
- Zhang Q, Shen H, Peng L, Tao Y, Zhou X, Yin B, Fan Z, Zhang J** (2024). Intraspecific variability of xylem hydraulic traits of *Calligonum mongolicum* growing in the desert of Northern Xinjiang, China. *Plants (Basel)* **13**, 3005.
- Zhang T, Zhao Y, Wang Y, Liu Z, Gao C** (2018). Comprehensive analysis of MYB gene family and their expressions under abiotic stresses and hormone treatments in *Tamarix hispida*. *Front Plant Sci* **9**, 1303.
- Zhao K, He R, Zhang G, Qin F, Yue Y, Li L, Dong X** (2024). Screening and expression characteristics of plant type regulatory genes in *Salix psammophila*. *Forests* **15**, 103.