



# 青藏高原不同海拔地区唐古特山莨菪叶片光合色素含量和抗氧化酶活性的比较研究

张波<sup>1,2</sup>, 师生波<sup>1\*</sup>, 李和平<sup>1,2</sup>, 韩发<sup>1</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:**以青藏高原东北隅的西宁和海北(海拔分别为 2 300 m 和 3 200 m)人工栽培唐古特山莨菪为材料,对两不同海拔地区间各叶层叶片光合色素含量和抗氧化酶活性等生理指标进行比较分析。结果显示:(1)生长在海北的唐古特山莨菪叶片厚度极显著高于西宁( $P < 0.01$ ),且两地区植物的叶片厚度从第 1 层到第 4 层均呈显著增加趋势;海北唐古特山莨菪叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素含量以及紫外吸收物质的含量均显著高于西宁地区( $P < 0.05$ ),从第 1 层到第 4 层,两地植株叶片的光合色素和紫外吸收物质的含量都呈降低的趋势,且两地区间差异显著;叶绿素 a/b 的层间差异显著( $P < 0.05$ ),但两海拔地区间差异不显著;类胡萝卜素/叶绿素比值海北高于西宁,从第 1 层到第 4 层叶片呈降低趋势。(2)生长于海北的唐古特山莨菪叶片组织中的 SOD、CAT 活性和 MDA 含量比西宁的高,POD、APX 则相反;从第 1 层叶片到第 4 层,西宁和海北唐古特山莨菪叶片中的 SOD 活性显著增高( $P < 0.05$ ),但两地区各层间的 CAT、POD、APX 活性和 MDA 含量无明显变化。研究表明,不同海拔对唐古特山莨菪叶片的生理特性有影响,同一海拔不同叶层叶片之间差异也较为明显;生长在高海拔地区的植物尽管表现出诸多生理适应特征,但膜系统依然有一定受损。

**关键词:**青藏高原;唐古特山莨菪;光合色素;抗氧化酶;紫外吸收物质

**中图分类号:** Q945.79      **文献标识码:** A

## Comparison of Photosynthetic Pigment Contents and Antioxidase Activity of *Anisodus tanguticus* from Different Leaf Layers Grown at Two Altitudes Level in Qinghai-Tibet Plateau

ZHANG Bo<sup>1,2</sup>, SHI Sheng-bo<sup>1\*</sup>, LI He-ping<sup>1,2</sup>, HAN Fa<sup>1</sup>

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049 China)

**Abstract:** The four-year-old *Anisodus tanguticus* from two different altitudes (Xining and Haibei, altitude is 2 300 m and 3 200 m, respectively) was used to compare the physiological difference among different leaf layers. The results showed that leaf thickness was significantly thicker from Haibei than those from Xining ( $P < 0.01$ ), and it continuously increased from top canopy leaf determined as the first layer to the lower leaf of the fourth layer. The contents of Chl a, Chl b, total chlorophyll, carotenoids and UV-absorbing compounds were higher in the leaves from Haibei than those from Xining ( $P < 0.05$ ), and the contents of pho-

\* 收稿日期: 2008-03-25; 修改稿收到日期: 2008-08-29

基金项目: 国家自然科学基金课题(30670307; 30570270); 国际科技合作重点项目计划(2002CB714006); 中国科学院知识创新项目(KSCX2-I-07)

作者简介: 张波(1981-), 男(汉族), 在读硕士研究生, 主要从事植物光合生理方面的研究。E-mail: zb-zhangbo@163.com

\* 通讯作者: 师生波, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事高原植物的光合生理和植物对高原强辐射适应性研究。E-mail: sbshi@nwipb.ac.cn

tosynthetic pigment and UV-absorbing compounds in the leaves showed a decreasing trend from the first layer to the fourth layer in Xining and Haibei. The ratio of Chl a/ Chl b showed a decreasing trend from the first layer to the fourth layer ( $P < 0.05$ ), but there was no significant difference between Xining and Haibei. The ratio of Car/ Chl in Haibei was higher than that in Xining and there was a decreasing trend from the first layer to the fourth layer. The activities of SOD and CAT and the content of MDA in the leaves from Haibei were higher than those from Xining. Contrariwise, the activities of POD and APX were lower. The activity of SOD increased from the first layer to the fourth layer, but there was no significant difference in the activities of CAT, POD, APX and MDA contents among four layers. It was obvious that there was difference in the physiological activity of *A. tanguticus* leaves not only at different altitudes but also among different leaf layers at the same altitude. Although the plants in the high-altitude area had lots of physiological adaptation, the membrane system suffered a certain injury.

**Key words:** Qinghai-Tibet Plateau, *Anisodus tanguticus*; photosynthetic pigment; antioxidantase, UV-absorbing compounds

青藏高原作为世界“第三极”的高海拔地区,其独特的自然生态环境塑造了高原植物的特殊适应方式.生长在青藏高原独特环境下的植物,经受着高寒低温、缺氧和强烈的太阳辐射,特别是高比例的紫外线等逆境因子的胁迫.各种胁迫因子往往相继或相互“耦联”发生作用,这些逆境因子构成植物生长和繁殖的限制因素.大量研究表明,低温和强辐射等胁迫均能引起细胞中的自由基代谢失衡,活性氧自由基含量积累,导致膜系统、蛋白质、核酸等大分子的破坏<sup>[1]</sup>.生长在高原独特环境条件下的植物,历经长期的自然选择和适应,既遭受胁迫伤害,又具有生理生化及形态结构等方面的适应特征<sup>[2]</sup>.关于高海拔地区植物的适应性,在光合特性<sup>[2,3]</sup>,遗传多样性<sup>[4,5]</sup>及叶片解剖结构和细胞亚显微结构<sup>[6-8]</sup>等方面已有较多的解释,对抗氧化系统<sup>[9-11]</sup>适应性方面也有一些工作,但是关于在不同海拔条件下植物的不同叶层叶片抗氧化酶活性和光合色素含量的变化尚未见报道.

唐古特山莨菪 [*Anisodus tanguticus* (Maxim) Pascher] 是多年生茄科草本植物,为青藏高原的典型高山植物,主要分布于青海、西藏以及四川和甘肃的部分地区,生长在海拔 1 700 ~ 4 700 m 的山坡、山地林缘、河滩、草地和灌丛.山莨菪全草含多种生物碱,主要为山莨菪碱 (anisodamine). 山莨菪性温,味辛、甘,有毒,有活血祛瘀、镇痛解痉、止血生肌之功效,常用于急性肠炎、溃疡病、肠道蛔虫症、胆石症以及外伤出血、跌打损伤、红肿疔毒、恶疮肿痛;此外其种子研末塞牙可治牙痛,为我国藏医和中医的常用药材.近年来,由于过度采挖和垦荒,野生资源损失惨重,在许多野外地区,它们已面临着逐渐灭绝的状况.开展人工栽培对缓解市场的需求压力,保护野

生植物资源具有重要意义,是保护生物学工作的一个重要方面,而开展生理生态学过程的研究不仅能为其引种栽培提供科学依据,也是青藏高原植物适应性研究的重要方面.本实验以西宁和海北两地生长 4 年的人工栽培唐古特山莨菪为材料,从叶片的厚度、光合色素和紫外吸收物质的含量以及抗氧化酶的活性等方面,以探讨植物适应高原环境的生理生化机制.

## 1 材料和方法

### 1.1 试验样地概况

试验分别在青海省西宁市中国科学院西北高原生物研究所院内的实验苗圃和中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(简称海北站)进行.两地区均属高原性大陆气候,气压低,紫外辐射强,气温日变化较大.西宁地区位于青藏高原东北隅,北纬 36°37',东经 101°46',海拔 2 300 m,年平均温度 6.1℃,年平均降水量为 371.2 mm,属高原大陆性半干旱气候.海北站位于青藏高原的东北隅,地处祁连山东段冷龙岭南麓,北纬 37°29' ~ 37°45',东经 101°12' ~ 101°33',海拔 3 200 m,年平均温度为 -1.7℃,年平均降雨量为 580 mm,无明显四季之分,只有冷暖季节之别.

唐古特山莨菪种苗由中国科学院西北高原生物研究所藏药研究中心提供.2003 年分别移栽至中国科学院西北高原生物研究所院内的实验苗圃和中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站内.常规管理.选择晴天上午,取田间栽培植物进行取样测定.根据唐古特山莨菪的形态学特征,选择向阳单枝自顶部向地面分别测定和取样,并命名为第 1、2、3、4 层.其中,第 1 层为基本展开幼叶;第 2 层为完全

展开幼叶,其叶片大小也基本定型;第3和4层为完全成熟叶片;第5层以下的叶片已明显老化,故不做分析。鉴于西宁和海北两地植物物候有近1月的差异,试验分别在2007年8月上旬和下旬进行,此时两地唐古特山莨菪均处于生长盛期。试验时确保两地的植物具有基本一致的生长状态。

## 1.2 方法

**1.2.1 叶片厚度的测定** 采用电子数显外径千分尺(桂林广陆量具厂生产),测量西宁和海北唐古特山莨菪叶片的厚度。取向光性较好植物16株,每1株分4层测定。测定时避开叶片主脉,同一株植物每层取一枚叶片,每枚叶片分左右测定。

**1.2.2 光合色素(叶绿素和类胡萝卜素)含量的测定** 2007年8月上旬和中下旬,分别在西宁和海北选取向光且健康叶片依层取样。用打孔器( $r=0.5$  cm)取叶圆片,按层分别混匀待用。每层取3个叶圆片浸入10 mL体积比为45%乙醇、45%丙酮、10%蒸馏水的混合溶液中并密封,避光低温保存至叶圆片无色。西宁和海北每层设3次重复。UV-1601紫外分光光度计(日本,岛津公司)检测波长在663、645、440 nm处的吸光度值,叶绿素含量的测定与计算按Arnon<sup>[12]</sup>的方法进行。类胡萝卜素含量的测定与计算按朱广廉<sup>[13]</sup>的方法进行。

**1.2.3 紫外吸收物质含量的测定** 上述叶圆片每层取2个浸入10 mL体积比为79%甲醇、1%盐酸、20%蒸馏水的混合溶液中浸泡,盖紧密封,避光低温保存。西宁和海北每层均设3次重复。按Caldwell<sup>[14]</sup>的方法进行提取测定。叶片紫外吸收物质的含量以10 mL酸化甲醇提取液中,每单位面积叶片在200~400 nm范围内吸收曲线的面积表示,即 $A \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 10 \text{ mL}^{-1}$ 。

**1.2.4 抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)含量的测定** 依层选取生长健康的唐古特山莨菪叶片,避开主脉剪取0.5 g,装入自封袋中,立即投入液氮罐带回实验室,低温冰箱保存用于各项指标的测定。西宁和海北每层均取3次重复。

(1) 酶液的提取 酶提取液为6 mL 62.5 mmol/L磷酸缓冲液(内含0.3% PVP, pH 7.8),于冰浴匀浆,4 000 r/min,4 低温离心10 min,上清液保存于4 低温下用于酶活性的测定。

(2) 超氧化物歧化酶(SOD)的测定 按Gianopolitis等<sup>[15]</sup>方法,以抑制氮蓝四唑(NBT)光还原50%作为一个酶单位(U),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

(3) POD、CAT、APX活性的测定 分别参照Orman<sup>[16]</sup>、Chance和Maehly<sup>[17]</sup>、赵会杰<sup>[18]</sup>的方法,以每分钟OD值降低0.01为一个酶活性单位(U),酶活性用 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

(4) 蛋白质含量的测定 测定方法按考马斯亮蓝G250染色法Bradford<sup>[19]</sup>进行测定,以牛血清蛋白为标准蛋白作标准曲线。

(5) 丙二醛(MDA)含量的测定 测定按Raeri<sup>[20]</sup>方法,单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  FW。

**1.2.5 统计分析方法** 采用SPSS 11.5软件进行统计分析。西宁和海北同一叶层之间用Independent-Sample T Test分析,西宁和海北不同叶层之间用One-Way ANOVA分析。图中数据以平均数和标准差(SD)表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 唐古特山莨菪叶片厚度的变化

由图1两地区各层叶片厚度的比较表明,生长在海北地区的唐古特山莨菪叶片厚度均极显著地高于西宁的同层叶片厚度( $P < 0.01$ )。同一地区不同叶层间的比较表明,从第1层到第4层,西宁和海北

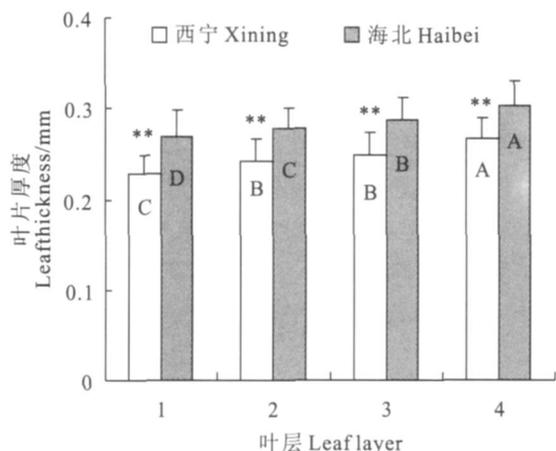


图1 西宁和海北两地唐古特山莨菪叶片厚度的变化 柱内字母表示同一地区不同叶层间的差异,小写和大写字母分别表示5%和1%差异显著水平;柱上方的\*和\*\*分别表示同一叶层西宁和海北间5%和1%差异显著水平。下同

Fig. 1 The changes of leaf thickness of *A. tanguticus* at different leaf layers between Xining and Haibei The letters in each bar represent the difference among different leaf layers in the same region, the normal and capital letters represent the significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively. \* and \*\* above the bar represent the significant difference at 0.05 and 0.01 level at the same leaf layer in the two different regions, respectively. The same as below

植株的叶片厚度都具有增加的趋势.除西宁地区唐古特山莼苔叶片的第2层和第3层之间差异不显著外( $P > 0.05$ ),不同层间的叶片厚度从第1层到第4层均有极显著增加的趋势( $P < 0.01$ ).这似乎表明,随着叶片的不断成熟,叶片将趋于增厚,并且高海拔地区生长的植物叶片极显著厚于较低海拔地区生长的同种植物.

2.2 光合色素(叶绿素和类胡萝卜素)含量的变化

从图2可以看出,海北地区生长的唐古特山莼苔叶片的叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)、叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)的含量都高于西宁地区的;除类胡萝卜素含量在第3层之间无差异外,其余各层的光合色素含量均达到显著差异( $P < 0.05$ ).

从第1层到第4层,Chl a,Chl b,Chl 和 Car 的含量都呈现出降低的趋势,除 Chl a 和 Chl 的个别层外,其余参数的各层间的差异都不显著( $P > 0.05$ ).两不同海拔生长的唐古特山莼苔叶片 Chl a/Chl b 间无明显差异,一般西宁地区生长的要略高;但层间 Chl a/Chl b 的差异较为明显( $P < 0.05$ ),从第1层叶片到第4层叶片呈现降低的趋势.生长于海北地区的唐古特山莼苔具有较高的 Car/Chl 比值,除第3层叶片外,其它各层西宁和海北间差异达到极显著水平( $P < 0.01$ );但两地区各层间差异都不显著( $P > 0.05$ ).以上结果表明,生长于高海拔地区的唐古特山莼苔具有较高的光合色素含量,随叶片成熟其光合色素的含量有降低的趋势.

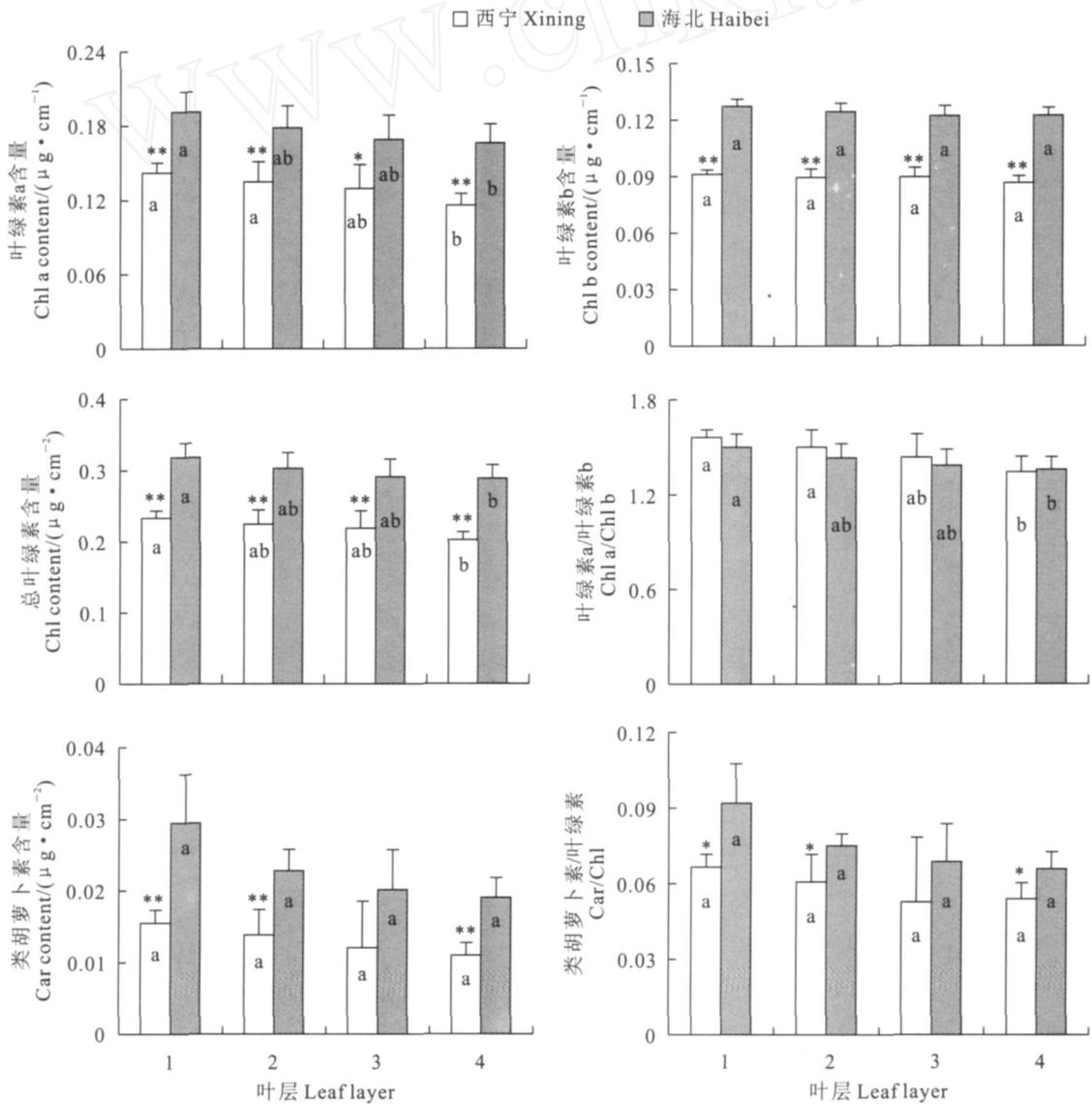


图2 西宁和海北两地唐古特山莼苔不同叶层叶片中光合色素的比较

Fig. 2 Comparison of photosynthetic pigments in the leaves of *A. tanguticus* at different leaf layers between Xining and Haibei

### 2.3 紫外吸收物质含量的变化

由图3可以看出,生长于海北地区的唐古特山莨菪,单位面积叶片中紫外吸收物质的含量极显著高于栽培在西宁的同种植物( $P < 0.01$ );从第1层叶片到第4层,紫外吸收物质的含量呈降低的趋势,但只有西宁第1层叶片与第2、3、4层之间有显著差异( $P < 0.05$ ).此结果与课题组前期的研究结果一致,实验表明,生长于高海拔地区的植物叶片中的紫外吸收物质要高于较低海拔地区生长的同种植物,意味着叶片中紫外吸收物质在抵御强辐射,特别是强太阳紫外线辐射方面具有重要作用.

### 2.4 抗氧化酶活性的变化

超氧化物歧化酶(SOD)普遍存在于动植物体内,是一种清除超氧阴离子自由基( $O_2^{\cdot -}$ )的酶,它催化下列反应: $2O_2^{\cdot -} + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$ .反应产物 $H_2O_2$ 可由过氧化氢酶进一步分解或被过氧化物酶利用.图4,显示,生长在海北的唐古特山莨菪叶片中的SOD活性要高于西宁同叶层叶片,除第1层外,其它各层差异极显著( $P < 0.01$ );同时两地区生长的植株从第1层叶片到第4层叶片的SOD活性

都依次增高,西宁的第1层叶片与第4层叶片之间有显著差异( $P < 0.05$ ),海北的第1层叶片与第2、3、4层叶片之间有极显著差异( $P < 0.01$ ).植物在

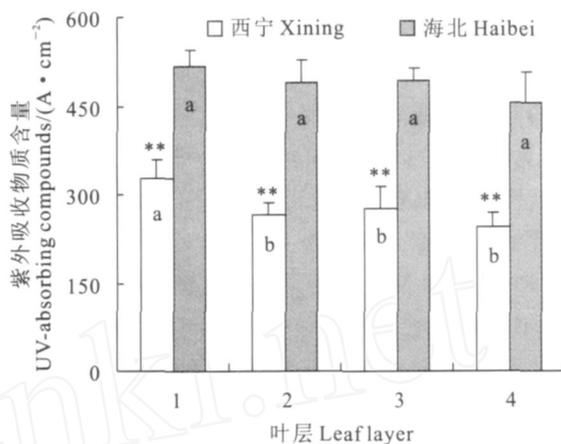


图3 西宁和海北两地唐古特山莨菪不同叶层叶片紫外吸收物质的含量比较

Fig. 3 Comparison of UV-absorbing compound contents in the leaves of *A. tanguticus* at different leaf layers between Xining and Haibei

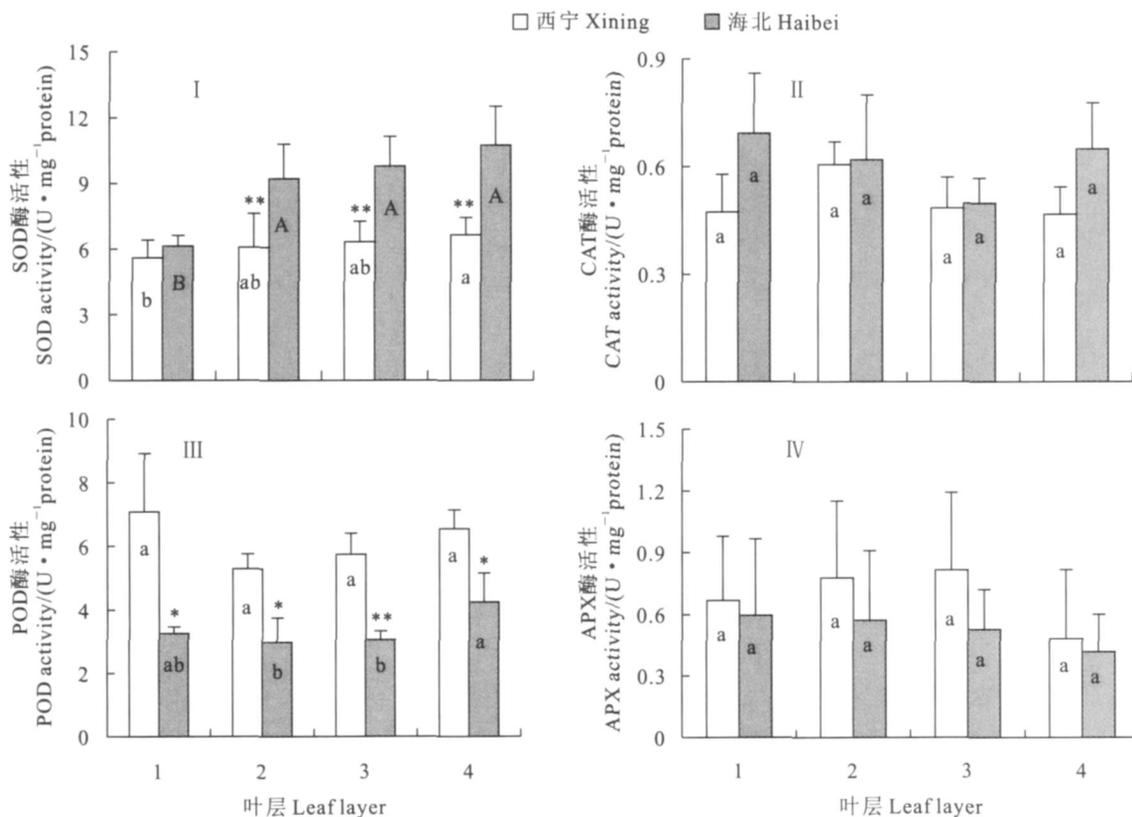


图4 西宁和海北两地唐古特山莨菪不同叶层叶片抗氧化酶活性的变化

Fig. 4 The changes of antioxidant enzyme activities in the leaves of *A. tanguticus* at different leaf layers between Xining and Haibei

逆境或衰老时,由于体内活性氧代谢加强而使  $H_2O_2$  累积,  $H_2O_2$  可以直接或间接地氧化细胞内核酸、蛋白质等生物大分子,并使细胞膜遭受损害,从而加速细胞的衰老和解体,过氧化氢酶可以清除  $H_2O_2$  是植物体内重要的酶促防御系统之一. 图 4,

显示,海北叶片中 CAT 活性高于西宁叶片中的 CAT 的活性,但两地间的差异并不显著 ( $P > 0.05$ );同时,两地植物各层之间亦无明显的变化趋势. POD 是植物体内另一种重要的自由基清除酶,主要存在于叶绿体中,清除细胞中的自由基对细胞起保护作用. 如图 4, 所示,海北叶片组织中 POD 活性显著比西宁的活性低 ( $P < 0.05$ ),呈现出随海拔的升高酶活性降低的趋势,这与周党卫等<sup>[11]</sup>对珠芽蓼的研究结果是一致的;西宁和海北各层之间 POD 活性无明显的变化趋势. 抗坏血酸过氧化物酶 (APX),是利用抗坏血酸为电子供体的  $H_2O_2$  的清除剂,一般认为,APX 是叶绿体中  $H_2O_2$  清除的主要酶. 图 4, 显示,西宁叶片中 APX 活性高于海北叶片,但差异不显著 ( $P > 0.05$ );同时,西宁和海北植株各层之间无明显的变化趋势 ( $P > 0.05$ ).

### 2.5 丙二醛(MDA)含量的变化

植物器官衰老时,或在逆境条件下,往往发生膜脂过氧化作用,丙二醛(MDA)是其中产物之一,通常利用它作为膜脂过氧化指标,表示细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱. 图 5 显示,生长于海北的唐古特山莨菪叶片中 MDA 含量要高于西宁的同层叶片,其中海北第 2 层和第 4 层叶片组织中MDA含量显著 ( $P < 0.05$ ) 高于西宁同层叶

片组织中 MDA 含量,但两地区各层之间无明显的变化趋势.

## 3 讨 论

已有研究表明,随着海拔的升高,植物叶片的厚度有增加的趋势,而且植株的形态结构和生理特性也有一定的变化<sup>[2,3,8]</sup>. 高海拔地区白天通常太阳辐射强,昼夜温差大,于此相适应植物叶片厚度增加,将会减少叶片吸收过多的太阳辐射而造成植物的伤害,同时降低夜间低温对植物的伤害,这是植物在漫长的进化过程中形成的一种适应机制<sup>[2]</sup>. 同时,叶片厚度的增加可能会降低 UV-B 辐射对叶细胞的伤害<sup>[21]</sup>. 叶片厚度的增加可补偿 UV-B 辐射引起的近表层叶肉细胞中光合色素的光降解,使得以叶面积为基础的光合色素含量以及净光合速率并未受影响<sup>[2]</sup>. 与此同时,厚叶片中 PAR 的变化也将会影响到叶片的光合作用. Gausman 等<sup>[22]</sup>进一步研究后指出,叶片具有厚的角质层和表皮能够对 UV-B 辐射起散射和吸收作用,这是进入叶片的 UV-B 辐射被削弱的主要原因之一. 本研究表明,生长在海拔 3 200 m 的海北地区的唐古特山莨菪叶片厚度极显著地高于海拔 2 300 m 的西宁的叶片厚度 ( $P < 0.01$ ),说明生长在较高海拔地区的唐古特山莨菪能通过增加叶片厚度来适应强辐射和低温等环境因素的影响. 而不同叶层间的变化规律表明,从第 1 层到第 4 层,随植物叶片的趋于成熟,叶片抵御环境变化的能力也有所增加.

叶绿素是植物光合机构的重要组分,一般来说,随着海拔的升高,植物叶片中叶绿素的含量呈现降低的趋势<sup>[23]</sup>. 有研究认为,叶绿素含量的下降,能避免叶片对光能的大量吸收,使植物免受强辐射的损伤<sup>[23]</sup>. 本研究以单位面积叶片来表达叶片中的叶绿素含量,这能更加真实地反应植物叶片对光能的吸收. 两海拔地区的对比分析表明,生长在海拔地区的唐古特山莨菪单位面积叶片中的叶绿素含量明显高于较低海拔的西宁地区的,这可能是由于不同植物的适应性差异造成的<sup>[24]</sup>. 同时,西宁和海北的唐古特山莨菪叶片中的叶绿素均有从第 1 层到第 4 层降低的趋势,显然与植物叶片的发育阶段有一定的关系. 一般随着叶片的成熟老化,叶片中叶绿素的含量有不断减少的趋势<sup>[25]</sup>. 类胡萝卜素分子中共轭双键能强烈吸收紫外光谱区域辐射,因此类胡萝卜素一方面可吸收过剩的光能,避免叶绿素的光氧化;另一方面,可通过直接吸收紫外线辐射,减少紫外线对植

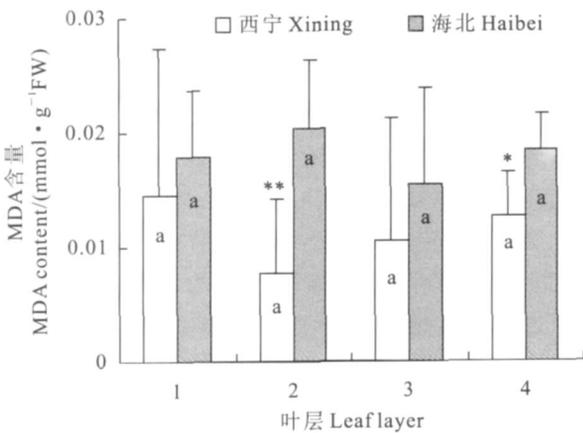


图 5 西宁和海北两地唐古特山莨菪不同叶层叶片 MDA 含量的变化

Fig. 5 The changes of MDA contents in the leaves of *A. tanguticus* at different leaf layers between Xining and Haibei

物的伤害,尤其是对光合系统 PS<sub>II</sub>、PS<sub>I</sub> 的破坏<sup>[26]</sup>. 本试验研究发现,高海拔海北地区的唐古特山莨菪叶片中类胡萝卜素含量较西宁地区的高. 植物叶片中类胡萝卜素含量的增高,很可能是植物对 UV-B 强辐射适应的结果. 已有研究表明,高山植物较低海拔植物有较高的类胡萝卜素含量,有利于阻止叶绿素光氧化的发生<sup>[27]</sup>. 高山植物含有大量的类胡萝卜素,且随海拔的升高而增加,反映了植物对增强紫外辐射的适应性. 卢存福等<sup>[23]</sup>认为,Car/Chl 值的高低与植物忍受逆境的能力密切相关,本研究发现,高海拔海北地区生长的唐古特山莨菪叶片中 Car/Chl 值明显比较低海拔西宁的要高,也验证了这一观点. 生长在强紫外辐射下的植物,能通过增加叶片表皮层中紫外吸收物质的含量来影响对紫外线辐射的穿透性,减少紫外线辐射进入叶肉组织的量,从而降低紫外线辐射引起的伤害<sup>[28]</sup>. 师生波<sup>[28]</sup>等对不同地区珠芽蓼的研究表明,长期生长在高海拔地区海北的植物具有较高的紫外吸收物质含量,反映了高原植物对强紫外辐射环境的适应性,本试验再次验证了这一结论. 尽管试验结果的统计分析不全部显著,两地区的唐古特山莨菪从第 1 层到第 4 层叶片中的紫外吸收物质的含量均有降低的趋势(图 3). 这可能与植物不同叶层叶片接受的紫外线的强度有关,唐古特山莨菪冠层中由于植物叶片的相互遮荫,处于低层的植物叶片能接受的紫外辐射和光合有效辐射都将有所减少,进而导致低层叶片中紫外吸收物质含量的降低.

高山植物虽然地处恶劣的环境条件,但其光合作用等生命过程仍能进行,表现出对不利环境条件的适应性,这可能与其体内的抗氧化系统的有效运行有很大关系<sup>[29]</sup>. 与较低海拔的西宁相比较,海北生长的唐古特山莨菪叶片中的 SOD、CAT 的活性较高(图 4). SOD 被认为是细胞中抗氧化胁迫的中心,其活性的升高有利于光合作用中产生的 O<sub>2</sub><sup>·-</sup> 等活性氧自由基的清除,与此相伴随的叶片中 CAT 活性升高,进一步有利于细胞中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的清除. POD 和 APX 是叶绿体中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的主要清除者,高海拔海北地区的唐古特山莨菪叶片中 POD 和 APX 活性比西宁地区的要低,显然不利于叶绿体中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的清除. 这是否与高海拔海北地区的唐古特山莨菪叶片具有较高的类胡萝卜素含量或类胡萝卜素/叶绿素比值,或和较高的紫外线吸收物质含量有关,有待进一步证实. 可以推测,较高的类胡萝卜素含量等不仅有利于吸收到达光合机构的过剩光能,而且也能

直接猝灭已产生的活性氧自由基等<sup>[30]</sup>. 因此可能高山植物叶片具有较高的胡萝卜素等能及时清除光合机构内产生的较多活性氧自由基,所以补偿了海北植物体内 POD 和 APX 活性相对较低的缺陷. 当然也有研究,如 Foyer 等<sup>[31]</sup>认为,一些抗氧化酶活性的降低可能作为一种胁迫信号而激活其它抗氧化保护机制. 高海拔海北地区唐古特山莨菪叶片中 SOD、CAT 活性较西宁地区高,可能与海北地区更为恶劣的自然环境条件有关. 强辐射和较大的昼夜温差可能更易导致细胞内产生较多的超氧阴离子自由基,进而导致对高活性 SOD、CAT 的需求,同时较高的 MDA 含量也意味着细胞膜系统承受着较大的环境胁迫. 西宁和海北的植株从第 1 层叶片到第 4 层叶片的 SOD 活性也是依次增高的,这可能与植物叶片的成熟程度有关,但 CAT、POD 和 APX 的叶层变化趋势并不明显(图 4). 4 种抗氧化酶活性随海拔升高的变化趋势在叶中变化并不一致,这与一些学者研究干旱胁迫下植物抗氧化系统的变化所得的结论是一致的<sup>[32]</sup>,可能单一的一种酶活性的提高,并不一定使植物具有较强的抗氧化能力,而一种酶活性的下降,也并不能说明植物抗氧化能力的下降. 高山植物的抗氧化酶系统之间可能存在一定的协同关系,这种协同作用可能是唐古特山莨菪适应高山环境胁迫的重要生理机制之一.

在高海拔的海北地区,植物更易遭受到高寒低温的胁迫. 植物在低温等环境因子胁迫下,细胞中的自由基代谢容易失去平衡,产生过量 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>、·OH 等自由基,造成植物细胞膜系统的过氧化,MDA 就是膜脂过氧化的产物之一. MDA 作为膜脂过氧化的重要产物之一,其含量的多少常用来表示膜受到损伤程度的大小<sup>[1]</sup>. 本试验结果显示,唐古特山莨菪植物体内 MDA 含量在海北地区较高,表明随着海拔升高,植物受到的过氧化伤害也在不断加剧. 曾韶西等<sup>[33]</sup>的研究表明在逆境下由自由基诱发增生的膜脂过氧化产物反过来可对防御系统起破坏作用,脂质过氧化作用越剧烈,MDA 含量越高,则损伤也越大. 由此可见,高山环境对唐古特山莨菪的细胞膜具有一定的伤害性,这种伤害程度随着海拔的升高而加剧,这与汪晓峰<sup>[10]</sup>对红景天的研究结果是一致的. 在不同海拔条件下,同一叶层叶片的生理活性有一定的不同,即使在同一海拔条件下,不同叶层叶片的生理活性也有一定的差异,所以仅仅根据某一叶片情况推断植株整体对环境的响应有失全面.

## 参考文献:

- [1] CHEN SH Y(陈少裕). Membrane lipid peroxidation and plant stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1997, **14**(2): 1 - 8 (in Chinese).
- [2] SHI SH B(师生波), BEN G Y(贲桂英), ZHAO X Q(赵新全), HAN F(韩 发). Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(5): 520 - 524 (in Chinese).
- [3] HE T(何 涛), WU X M(吴学明), WANG X R(王学仁). Photosynthetic characteristics of *Leontopodium leontopodioides* growing at different altitudes[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2005, **25**(12): 2 519 - 2 523 (in Chinese).
- [4] LI J M(李钧敏), JIN Z X(金则新), ZHONG ZH CH(钟章成). RAPD analysis of genetic diversity of *Sargentodoxa cuneata* at different altitude and the influence of environmental factors[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(3): 567 - 573 (in Chinese).
- [5] YAN T F(颜廷芬), ZHOU F J(周福军), YAN X F(阎秀峰). Genetic diversity and population differentiation of *Rhodiola angusta*[J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 1999, **19**(2): 189 - 194 (in Chinese).
- [6] DAI YL(戴怡龄), AN L ZH(安黎哲), CHAN T(陈 拓). Comparative study on characteristics of leaf structure of *Papaver croceum* IAB (Papaveraceae) in two altitudes habitat at cold regions[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2004, **24**(3): 495 - 503 (in Chinese).
- [7] HE T(何 涛), WU X M(吴学明), ZHANG G N(张改娜). Comparative study on chloroplast ultrastructure of *Leontopodium leontopodioides* grown at different elevations[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2005, **27**(6): 639 - 643 (in Chinese).
- [8] LI F L(李芳兰), BAO W K(包维楷), LIU J H(刘俊华). Eco-anatomical characteristics of *Sophrora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River dry valley[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(1): 5 - 10 (in Chinese).
- [9] HAN F(韩 发), ZHOU D W(周党卫), TENG ZH H(滕中华). Comparison of antioxidative system in *Kobresia humilis* grown at different altitudes on Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(9): 1 491 - 1 496 (in Chinese).
- [10] WANG X F(汪晓峰), REN H X(任红旭), SUN G J(孙国钧). Altitudinal variation of antioxidative system in leaves of *Rhodiola quadrifida* and *R. gelida*[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2005, **29**(2): 331 - 337 (in Chinese).
- [11] ZHOU D W(周党卫), ZHU W Y(朱文琰), TENG ZH H(滕中华). Antioxidative compounds of *Polygonum viviparum* L. from different altitudes[J]. *Chinese J. of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2003, **9**(5): 489 - 492 (in Chinese).
- [12] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(3): 1 - 15.
- [13] 朱广廉. 植物生理学实验[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51 - 54.
- [14] CALDWELL M M. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants[J]. *Ecological Monographs*, 1968, **38**: 243 - 267.
- [15] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase. . Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1997, **59**: 315 - 318.
- [16] ORMAN R G. Peroxide levels and the activities of catalase, peroxidase and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1980, **65**: 407 - 408.
- [17] CHANCE B, MAEHL Y A G. Assay of catalase and peroxidase[J]. *Methods Enzymol.*, 1955, **2**: 764 - 775.
- [18] 中国科学院上海植物生理研究所. 植物生理实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 315 - 317.
- [19] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding[J]. *Anal. Biochem.*, 1976, **72**: 248.
- [20] RAERI A, LENCIONI L, SCHENONE G. Gultathione-ascorbic acid cycle in pumpkin plants grown under polluted air in open-up chambers[J]. *Plant Physiology*, 1993, **142**(3): 286 - 290.
- [21] JOHANSON U, C GEHRKE, L O BJ ÖRN, T V CALLAGHAN & M SONESSON. The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem[J]. *Ambio.*, 1995, **24**: 106 - 111.
- [22] GAUSMAN H W. Ultraviolet radiation reflectance by plant leaf epidermises[J]. *Agronomy Journal*, 1975, **67**: 719 - 724.
- [23] LU C F(卢存福), BEN G Y(贲桂英). Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1995, **12**(2): 38 - 42 (in Chinese).
- [24] WELL E. Regulation der flavonoid biosynthesis durch ultraviolet light under phytochrom in Gellkulturen und Keimlingen Von Petersille [J]. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1974, **87**: 267.
- [25] 潘瑞炽. 植物生理学(第五版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 64.

- [26] ZHOU D W(周党卫), HAN F(韩发), TENG ZH H(滕中华), ZHU W Y(朱文琰), SHI SH B(师生波). Advance of plant response and adaptation under enhanced UV-B radiation and the effect of enhanced UV-B on plant photosynthesis[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2002, 22(4): 1 004 - 1 010(in Chinese).
- [27] 贲桂英, 全国高原植物生理学术讨论会论文摘要汇编[M]. 贵阳, 1992: 25.
- [28] SHI SH B(师生波), BEN G Y(贲桂英), HAN F(韩发). Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 1999, 23(6): 529 - 535(in Chinese).
- [29] WU B(吴兵), HAN F(韩发), YUE X G(岳相国). Effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and antioxidative systems of three plants in alpine meadows[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2005, 25(10): 2 010 - 2 016(in Chinese).
- [30] DEMM IG A B, ADAM SW W. Photoprotection and other responses of plants to light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 599 - 626.
- [31] FOYER CH, HALLIWELL B. The presence of glutathione reductase in chloroplasts: A proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. *Planta*, 1976, 133: 21 - 25.
- [32] YAN CH SH(阎成仕), LI D Q(李德全), ZHANG J H(张建华). Oxidative damage antioxidant responses during drought-induced winter wheat flag leaf senescence[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2000, 20(4): 568 - 576(in Chinese).
- [33] ZENG SH X(曾韶西), WANG Y R(王以柔). Effects of low temperature stress on AsA peroxidase activity and content of GSH in cucumber cotyledons[J]. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1990, 16(1): 37 - 42(in Chinese).

## 《西北植物学报》投稿须知

1. 内容范围: 《西北植物学报》立足西北, 面向全国, 主要刊载有关植物遗传育种学、分子生物学、植物基因工程、植物解剖学、植物分类学、植物生理生化、药用植物成分分析, 以及植物群落生态学、生物多样性、植被演替、植物区系等基础理论研究方面具有创新性的原始论文、研究简报以及具有较高学术水平的综述论文和反映最新科技成果的快报。

2. 投稿: 初稿需一式二份(图版、照片必须原件)或网上投稿均可。作者可提出要求回避的同行专家 1~2 名, 也可以推荐 3~5 名非作者单位的审稿人。投稿时作者务必填写《西北植物学报》论文著作权专有许可使用代理与授权书(本刊网站下载)寄编辑部, 同时作者须支付审稿费 100 元(英文 150 元)。

3. 来稿信息要求: 作者姓名、工作单位、地址、联系电话、E-mail, 并在篇首页脚注明论文的基金项目: 包括基金来源名称及项目编号; 作者简介: 包括姓名(出生年-), 性别(民族)、学历、学位(或在读研究生)、职称(博士生导师、院士)及所从事的专业方向。

4. 打印要求: 来稿请用 5 号字 1.5 倍行距打印, 标点符号力求正确。外文字母大、小写必须分清, 数字或符号的斜体、上下标必须标明。凡文中首次出现的植物属、种名须附拉丁文学名(斜体)并核对无误。

5. 说明: 为扩大学术交流渠道, 本刊已加入“中国期刊网全文数据库(《中国学术期刊·光盘版》)”、“中国核心期刊(遴选)数据库(万方数据-数字化期刊群)”、“中文科技期刊数据库(科技部西南信息中心重庆维普资讯公司)”和中国台湾华艺中文电子期刊服务——思博网(CEPS), 作者著作权使用费与本刊稿酬一次付给。稿件一经刊出, 将赠送样刊 2 本和抽印本若干。

来稿请寄: 陕西杨陵西北农林科技大学西林校区《西北植物学报》编辑部

邮政编码: 712100 电话: 029 - 87082936

E-mail: xbwxb@vip.163.com 网址: <http://xbwxb.nwsuaf.edu.cn>