



青藏高原高寒草甸 3 种植物对 模拟增温的生理生化响应

任 飞^{1,2}, 杨晓霞^{1,2}, 周华坤^{1*}, 姚步青¹, 王文颖³, 温 军⁴, 贺金生¹, 赵新全¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; 2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 青海师范大学, 西宁 810001; 4 青海省水利
水电科学研究所, 西宁 810006)

摘 要: 采用国际冻原计划(ITEEX)模拟增温对植物影响的研究方法, 将开顶式生长室(OTC)按不同直径设置 5 个增温梯度, 并按其直径从小到大的顺序依次标记为 A、B、C、D、E 5 个处理, 研究了增温效应对青藏高原高寒草甸 3 种植物生理生化特性的影响。研究表明: (1) A~E 5 个增温处理使 OTC 内部气温依次比对照升高了 2.68 °C、1.57 °C、1.20 °C、1.07 °C 和 0.69 °C, 土壤温度依次比对照升高了 1.74 °C、1.06 °C、0.80 °C、0.60 °C 和 0.30 °C。(2) 增温对 3 种植物的叶绿素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、SOD 活性、谷胱甘肽等生理生化特性产生了一系列的影响, 3 种植物对增温效应的响应也不尽相同。(3) 增温对青藏高原 3 种植物生理生化特性的影响明显且复杂, 适度增温 0.69 °C~1.07 °C (D、E 处理) 对 3 种植物生理生化特性在总体上表现为正效应。

关键词: 模拟增温; 生理生化特性; 开顶式生长室; 矮嵩草; 鹅绒委陵菜; 短穗兔耳草

中图分类号: Q945.79 文献标志码: A

Physiological-biochemical Responses of Three Plant Species to Experimental Warming Using OTC in Alpine Meadow on Qinghai-Tibetan Plateau

REN Fei^{1,2}, YANG Xiaoxia^{1,2}, ZHOU Huakun^{1*}, YAO Buqing¹,
WANG Wenying³, WEN Jun⁴, HE Jinsheng¹, ZHAO Xinquan¹

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, China; 2 University of Chinese Academy of
Sciences, Beijing 100049, China; 3 Qinghai Normal University, Xining 810001, China; 4 Qinghai Province Institute of Water Re-
sources and Hydropower, Xining 810006, China)

Abstract: To examine the effects of temperature elevation on physiological and chemical characteristics of three species in alpine meadow on Qinghai-Tibetan plateau, we conducted a simulation study *in situ* with open top chambers (OTC) followed the method of International Tundra Experiment (ITEEX) from November 2002 to September 2007, and these OTCs were designed 5 kinds of size with bottom diameters of 0.85, 1.15, 1.45, 1.75 and 2.05 m so as to rise different air temperatures. (1) The air temperature inside OTCs increased by 2.68 °C, 1.57 °C, 1.20 °C, 1.07 °C and 0.69 °C with increase of OTC diameter compared with ambient air. Accordingly, the soil temperature was also increase by 1.74 °C, 1.06 °C, 0.80 °C, 0.60 °C, 0.30 °C, compared with Control. (2) We found that the elevated temperature had significant and complicated

收稿日期: 2013-07-18; 修改稿收到日期: 2013-09-04

基金项目: 国家自然科学基金 (31172247, 41030105); 国家自然科学基金青年基金 (31201836); 中科院战略性先导科技专项子课题 (XDA05070202); 国家科技支撑课题专题 (2011BAC09B06-02); 青海省重点实验室发展专项资金 (2012-Z-Y03)

作者简介: 任 飞 (1985-), 男, 博士研究生, 主要从事高寒草地全球变化生态学研究。E-mail: flyanywhere2004@163.com

* 通信作者: 周华坤, 博士, 研究员, 主要从事高寒草地恢复生态学研究。E-mail: 729492987@qq.com

effects on physiological-biochemical characteristics of three plant species, and these indexes varied between different species. (3) Their response to experimental warming was not exactly the same way. These results indicated that if the air temperature increased within the range of 0.69 °C and 1.07 °C in the future, it may have positive effects on the physiological-biochemical characteristics of plants, and thus the environment would be more adaptive for plants living in.

Key words: simulated warming; physiological-biochemical characteristics; open top chamber (OTC); *Kobresia humilis*; *Potentilla anserina*; *Lagotis brachystachya*

全球气候变暖已经成为不容置疑的事实^[1]。政府间气候变化专门委员会(IPCC)第四次评估报告预测,到本世纪末(2100年),全球平均气温将升高1.8 °C~4.0 °C^[2],而中国的平均气温将升高1.9 °C~5.5 °C^[3]。在过去的100年里,中国平均气温已升高了0.4 °C~0.6 °C,预计到2030年将升高1.7 °C,2050年将升高2.2 °C^[4]。科学家普遍认为高纬度和高海拔生态系统对温度升高的响应可能更为敏感而迅速^[5-6],而冰芯记录的结果显示青藏高原古代气温和现代气温变化幅度均比低海拔地区大^[7]。青藏高原平均海拔4 000 m以上,是世界上最高的高原,有“世界屋脊”和“第三极”之称。受高寒严酷气候的影响,处于脆弱地表系统平衡下的环境因子常常处于临界阈值状态,属气候变化的敏感区和生态脆弱带^[8],是研究陆地生态系统对气候变化响应机制的理想场所。随着全球气候变暖和人类活动的加剧,青藏高原高海拔地区的平均气温在过去的30年内以每10年0.25 °C的速率增加^[7],青藏高原目前正在发生的环境变化逐渐成为全球关注的焦点。因此,研究模拟增温下青藏高原典型物种产生的反应或适应性变化有助于理解这些物种响应温度升高等环境变化的内部机制,预测其对生态系统群落功能、生物多样性等的影响,以应对未来环境变化,为相关对策的制定提供理论依据和数据支持。

20世纪末,国际冻原计划(international tundra experiment, ITEX)使用统一的开顶式生长室(open top chamber, OTC)模拟增温对植被影响的实验方法研究了高纬度苔原生态对模拟气候变化的响应,取得了许多成果,结果表明:温度升高对植物物候、生长、凋落物分解、生殖、生理及物种组成有着显著的影响^[8-17]。但目前国内外的研究多侧重于模拟增温对高海拔地区和青藏高原高寒草甸生态系统的植物群落结构功能和群落物种多样性等的影响^[14, 18-20],关于其中典型物种的生理生化特征对增温的响应缺乏较为深入的研究。

本实验以矮嵩草草甸的建群种矮嵩草(*Kobresia humilis*)及其伴生种短穗兔耳草(*Lagotis brach-*

ystachya)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)3种植物为研究对象,通过OTC模拟增温效应对植被影响的研究方法,观测其在模拟增温下各种生理生化指标的变化,探讨高寒草甸植物在生理生化特性方面对增温的响应,为阐明高寒草甸植物适应增温环境的内在机制提供相关依据,为预测未来气候变暖对高寒草甸植物乃至整个陆地生态系统产生的影响奠定理论基础。

1 材料和方法

1.1 实验样地概况与研究物种概述

实验样地设置在青海省果洛藏族自治州玛沁县大武乡格多牧委会,地理位置北纬34°17′~34°25′,东经100°26′~100°43′,平均海拔4 100 m,地处黄河源头,具有典型的高原大陆性气候特点,无四季之分,仅有冷暖季之别,冷季漫长、干燥而寒冷;暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊,太阳辐射强烈。各地历年日照平均值在2 500 h以上,冷季持续时间长达7~8个月;暖季湿润,长达4~5个月,平均气温在0 °C以下。全年无绝对无霜期,年降水量为420~560 mm,多集中在6~10月,土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富^[21]。

矮嵩草属寒冷中生型多年生莎草科草本密丛型植物,具短的木质根状茎,以营养繁殖为主,是高寒矮嵩草草甸的建群种;短穗兔耳草是青藏高原上一种常见的、以有性和无性两种方式进行繁殖的多年生草本植物,属玄参科兔耳草属,匍匐茎,无性繁殖能力很强,是高寒草甸的主要伴生种,也是草场退化演替进程中出现的主要指示种或先锋植物^[22];鹅绒委陵菜也是高寒草甸的常见伴生种,属蔷薇科委陵菜属,为一种多年生典型的匍匐茎型莲座状草本植物,也是退化草地或次生演替地的先锋物种之一,具有很强的无性繁殖能力^[23]。

1.2 样地设置

以矮嵩草草甸为研究对象,通过OTC模拟增温效应对植被影响的研究方法,2002年在典型矮嵩

草甸内建立增温试验样地,用围栏封闭。样地内设置圆台形开顶式生长室(OTC,图 1)。按直径从小到大依次设置 A、B、C、D、E 5 个开顶式生长室,模拟不同增温梯度,其底部直径依次为 0.85、1.15、1.45、1.75、2.05 m,顶部直径依次为 0.40、0.70、1.00、1.30、1.60 m,圆台高度 0.40 m。每处理 4 次重复,以 OTC 附近的露天草地作对照(CK)^[24]。

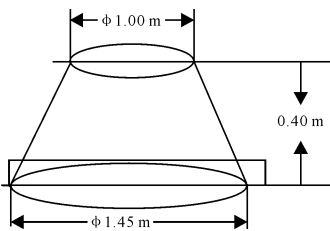


图 1 圆台形开顶式生长室示意图(处理 C)

Fig. 1 The sketch of the open top chamber (in treatment C)

1.3 样品处理

2006 年 8 月底至 9 月初,在样地采集充分伸展的新鲜绿色叶片,装入冰壶带回实验室用蒸馏水洗净,用滤纸擦干,剪成小片称重分装后放入低温冰箱保存,用于各项指标的测定。

1.4 测定指标及方法

叶绿素含量的测定参考 Lichtenthaler^[25]的方法。可溶性糖含量的测定参照章骏德等^[26]的方法(蒽酮法)。可溶性蛋白含量的测定按照考马斯亮蓝 G-250 染色法进行测定,以牛血清蛋白(BSA)为标准蛋白同步制作标准曲线^[27]。谷胱甘肽含量的测定参照《现代植物生理学实验指南》的方法^[27]。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定参照 Giannopoulitis 等^[28]方法,以抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原 50% 作为一个酶单位(U),酶活性以 $U \cdot mg^{-1}$ 蛋白表示。本实验酶提取液为 6 mL $62.5 \text{ mmol} \cdot L^{-1}$ 磷酸缓冲液(内含 0.3% PVP, pH 7.8)于冰浴中匀浆, $4000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$, $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温离心 10 min,上清液保存于 $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温下用于酶活性的测定。

2 结果与分析

2.1 OTC 增温效应

OTC 增温装置的最大优点就是成本低,操作简单,易重复,适用于长期野外观测实验。此外,这种增温方法由于不需要电源的供应而在比较偏远和没有电力的地区(试验台站)经常被使用。OTC 增温的原理是,由于温室的阻挡作用,OTC 室内风速降低,空气湍流减弱,使热量不易散失,所以室内温度

升高^[29]。本研究仅考虑了植物生长季节内(4~9 月)温度的变化情况。结果表明:模拟增温使 OTC 内的地表温度和地下温度明显升高,且增温在植物生长初期大于生长末期及枯黄期。在不同季节之间,夏秋季的增温幅度大于冬季和春季,可能与夏秋季节太阳辐射较强有关。经过 3 年的观测,发现平均地表气温和土壤温度与对照相比,A、B、C、D、E 温室的地表气温分别提高了 $2.68 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1.57 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1.20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1.07 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $0.69 \text{ }^{\circ}\text{C}$;土壤温度分别提高了 $1.74 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1.06 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $0.80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $0.60 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $0.30 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[9,24]。本模拟增温试验导致的增温幅度均在 IPCC 报告(2007 年)的预测范围内,增温效果比较理想。

2.2 模拟增温效应对叶绿素含量的影响

如图 2, I 所示:矮蒿草叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量在对照(CK)中最大,而在温室中随增温幅度增大,又呈现出一个先上升后下降的趋势,Chl a/Chl b 也以 CK 为最大。短穗兔耳草(II)随增温幅度的增加,从 E 温室到 D 温室,其叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量上升,C 温室有所下降,B、A 温室又有所上升,总体上也呈一个微弱上升的趋势,Chl a/Chl b 仍以 CK 最大。鹅绒委陵菜(III)从对照到温室 D,随温度增加叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量都增加,随后 C 温室到 A 温室,随增温幅度增加叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量下降,尤其总叶绿素含量下降明显,且叶绿素总量的减少主要源于叶绿素 a 的减少,Chl a/Chl b 仍以 CK 最大。增温效应对叶绿素变化的影响可能比较复杂,并与各植物在群落中的地位 and 群落结构有关。

2.3 模拟增温效应对可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

2.3.1 可溶性糖含量 可溶性糖含量在模拟增温后表现出特殊的消长规律。如图 3, I 所示,矮蒿草叶片中可溶性糖含量随增温幅度的增加,除 E 温室外,均比 CK 高,且呈一个明显升高的趋势,各处理间变化明显($P < 0.05$)。短穗兔耳草与鹅绒委陵菜叶片中可溶性糖含量在 E 温室下的变化趋势与矮蒿草相似,即与对照相比,都有不同程度的降低($P > 0.05$);但随增温幅度的增加,两者又表现出先略微增加后又回到与对照相同水平的趋势,其中鹅绒委陵菜在各增温处理间变化较大,E、D、C、B 温室间处理差异显著($P < 0.05$)。还可以看出,在相同增温条件下,植物叶片平均可溶性糖含量由高到低依次为矮蒿草、鹅绒委陵菜、短穗兔耳草(E 除外)。

2.3.2 可溶性蛋白含量 如图 3, II 所示,从对照到 C 温室,矮蒿草中可溶性蛋白含量呈明显下降的趋势($P < 0.05$),但从 C 温室到 A 温室下,可溶性蛋白含量又呈现出线上升后下降的趋势,处理效应显著($P < 0.05$),可溶性蛋白含量表现为 $CK > B > A > E > D > C$ 。鹅绒委陵菜叶片中可溶性蛋白含量的变化与矮蒿草规律基本一致,各处理间差异也达到显著水平($P < 0.05$),含量高低顺序为 $CK > B > E > D > C > A$ 。而短穗兔耳草叶片中可溶性蛋白含

量随增温表现出先下降后上升的趋势, D 温室中最低, A 温室中最大,但各处理间变化均不显著($P > 0.05$)。与可溶性糖含量在物种间的差异类似,在相同增温条件下,植物叶片平均可溶性蛋白含量依然是矮蒿草最高,鹅绒委陵菜次之、短穗兔耳草最小,这可能与他们的叶片形态特征和在群落中的功能属性有关。

2.4 模拟增温效应对叶片超氧阴离子自由基含量的影响

活性氧(AOS)的产生,包括超氧阴离子自由基(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)等,一方面产生于光合作用和呼吸作用等植物正常生命过程中,但另一方面主要是有外界环境的胁迫造成的结果^[30]。如图 4 所示,矮蒿草和鹅绒委陵菜叶片中超氧阴离子自由基含量在 E 温室下都达到最低,此后开始升高,并分别在 B 温室和 C 温室下达到最高水平。短穗兔耳草叶片中超氧阴离子自由基含量在 D 温室下达到最低水平,在 B 温室下达到最高水平。超氧阴离子自由基含量在 E 温室或 D 温室下的低水平说明此时植物处于适宜的生长环境状况中,随后的上升为温度升高后产生胁迫的结果;在 B、A 温室下的降低有可能是由于多种抗氧化酶参与的结果。

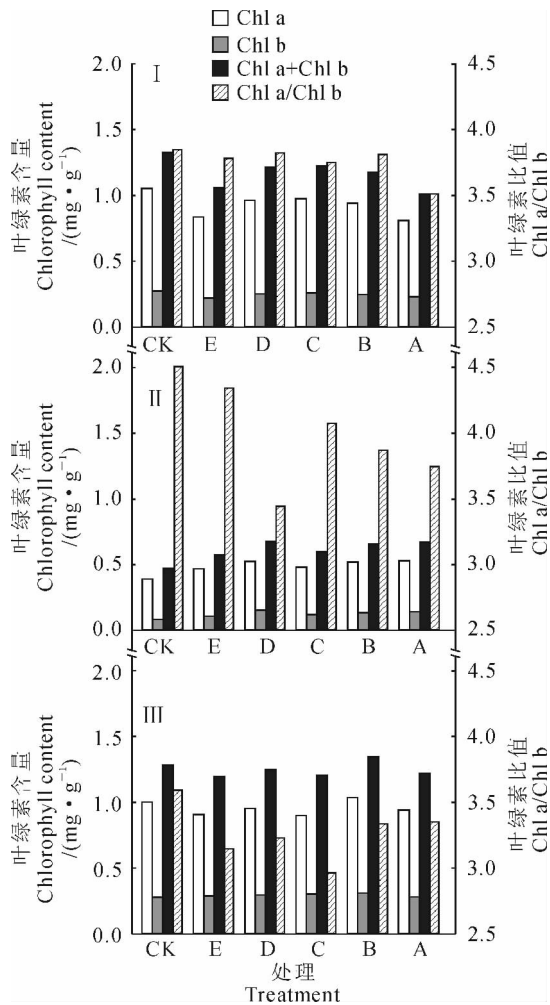


图 2 模拟增温对 3 种植物叶绿素含量及其比值的影响

I. 矮蒿草; II. 短穗兔耳草; III. 鹅绒委陵菜; CK. 露天草地; A~E. OTC 底部直径分别为 0.85、1.15、1.45、1.75 和 2.05 m, 顶部直径分别为 0.40、0.70、1.00、1.30 和 1.60 m; 下同

Fig. 2 Effect of simulated warming on chlorophyll content and its ratio in the leaves of three species

I. *K. humilis*; II. *L. brachystachya*; III. *P. anserina*; CK. Grassland in the open cur; A~E. The bottom diameters of OTC are 0.85, 1.15, 1.45, 1.75 and 2.05 m, while their top diameters are 0.40, 0.70, 1.00, 1.30 and 1.60 m; The same as below

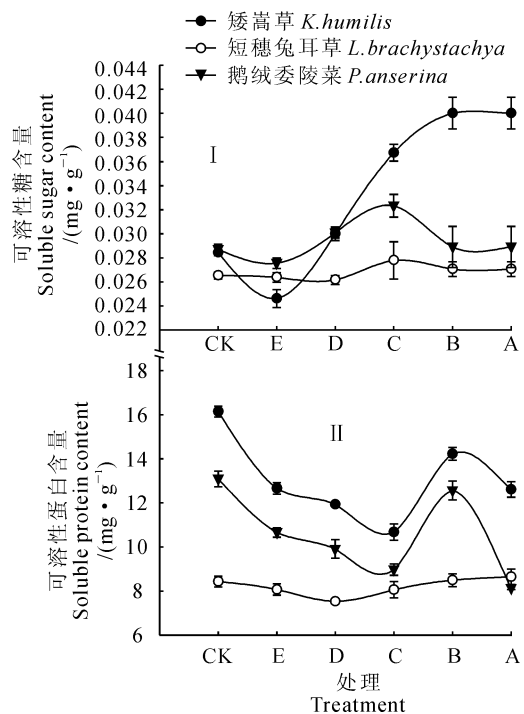


图 3 模拟增温对 3 种植物叶片中可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 3 Effect of simulated warming on soluble sugar and soluble protein contents in the leaves of three species

2.5 模拟增温效应对叶片 SOD 活性和谷胱甘肽含量的影响

SOD 是植物体内清除 O_2^- 的第一道防线。如图 5, I 所示,矮蒿草叶片中 SOD 活性在 E 温室最高,对照中最低,D 温室较 E 温室有所下降,从 C 温室到 A 温室又逐步升高,且各处理间差异显著($P < 0.05$)。短穗兔耳草叶片中 SOD 活性在 E 温室最高,对照中最低,D 温室较 E 温室有所下降,从 C 温室到 A 温室又逐步升高,且各处理间差异显著($P < 0.05$)。鹅绒委陵菜对模拟增温的响应与短穗兔耳草基本一致,也呈 M 型曲线变化,活性由高到低依次为 E、C、D、CK、B、A。

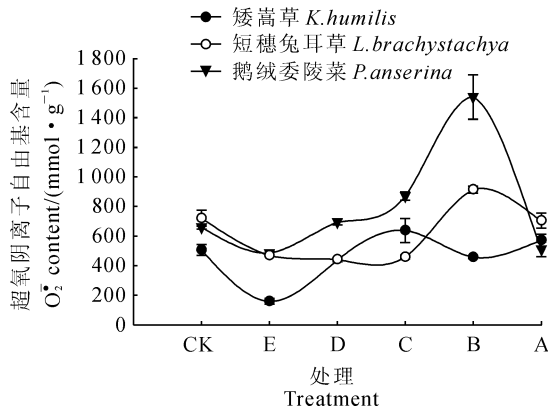


图 4 模拟增温对 3 种植物叶片中超氧阴离子自由基含量的影响

Fig. 4 Effect of simulated warming on content of O_2^- in the leaves of three species

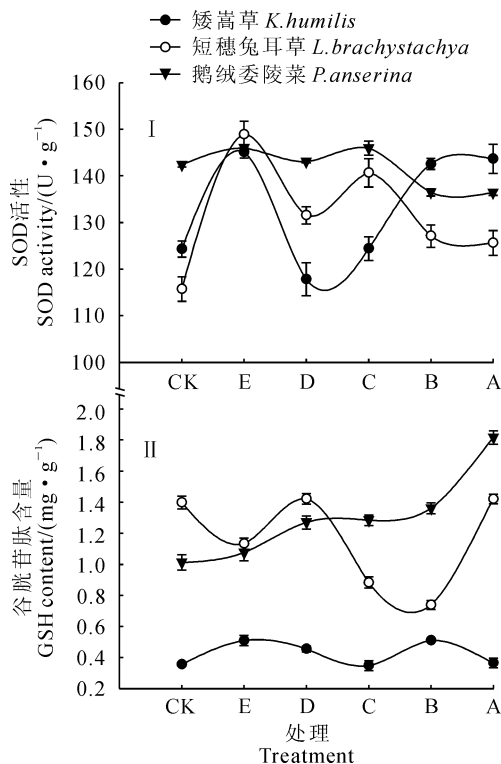


图 5 模拟增温对 3 种植物叶片中 SOD 活性和谷胱甘肽含量的影响

Fig. 5 Effect of simulated warming on SOD activity and GSH content in the leaves of three species

同时,3 种植物叶片中谷胱甘肽含量对模拟增温的响应完全不同。如图 5, II 所示,随增温幅度的增加,鹅绒委陵菜叶片中谷胱甘肽含量呈逐渐上升的趋势,但只有 A、B 间处理差异显著($P < 0.05$)。短穗兔耳草叶片中谷胱甘肽含量随增温幅度增加变化幅度较大,且无明显规律可循,D 温室下含量最高,其次为 A、对照、E、C 温室,B 温室最低。鹅绒委陵菜叶片中谷胱甘肽含量对增温的响应也较为复杂,大致呈一个“M”型变化趋势,E 温室和 B 温室下较高,C 温室下最低。因此,谷胱甘肽在不同物种对增温响应中所起的作用可能很不一致。短穗兔耳草和鹅绒委陵菜谷胱甘肽含量在 A 温室下的高水平,对应于其超氧阴离子自由基含量在该温室下的低水平,说明谷胱甘肽可能在这种环境下发挥了主要的抗氧化作用,由此也说明了植物在抗性生理中多途径和阶段性。

3 讨论

在温度较低的区域温度是植物生长的主要限制因子。高原环境的特点是海拔高,温度低,昼夜温差大,太阳辐射强,这些环境偶联的结果是植物长期处于非最适生境中,叶绿素合成常受到抑制,单位叶片质量色素含量本底较低^[9],光合速率较低。现有的观测提示全球升温往往使夜间气温升高更明显,模拟增温也不例外,而青藏高原植物生长季节时常出现夜间低温霜冻,在次日晴空强辐射作用下容易引发光抑制^[6]。如果温度增加适宜,就可能缓解低温强光引发的光合作用的光抑制,提高光合效率,使干物质积累增加。因此当温度在植物适合范围内升高时,植物光合作用将上调。由温度改变而引起的土壤湿度、空气湿度、土壤温度、地表温度等各种微气候因子发生变化的综合作用将通过多种方式直接或间接地影响植物生理过程,进而影响其在群落中的作用,群落结构等。

一些研究者认为,叶绿素开始合成时,叶绿素 a 先于叶绿素 b 出现,叶绿素 b 是由叶绿素 a 经过在脱植基叶绿素 a 加氧酶(chlorophyll-a oxygenase, CAO)的催化转化形成的^[31]。适度的增温条件下,

植物合成更多的叶绿素 a, 再通过这种叶绿素循环使叶绿素 a 转化为叶绿素 b, 叶绿素 b 的增加可以提高捕光色素复合体 II (LHC II) 的含量, 增加光系统 II (PS II) 的热稳定性, 也可以在一定程度上减少植物对光抑制的敏感度, 增加光能的吸收, 提高光合效率。本研究中, 这种情况在矮嵩草和鹅绒委陵菜的 E、D 温室以及短穗兔耳草几乎所有温室中 (C 温室除外) 得到了很好的体现, 模拟增温使短穗兔耳草叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量都呈一个上升趋势。至于矮嵩草中叶绿素含量对照高于所有温室, 究其原因在于增温延长了植物的物候期, 尤其延长了植物的果后营养期, 而矮嵩草的物候进程较早, 此时温室内的矮嵩草较对照更早地进入了营养生长后期甚至衰老期, 叶绿素含量有所下降。而叶绿素含量在 C、B、A 温室中的降低, 可能主要与较高的温度造成温室内水热状况改变有关, 因为高温和低湿度的环境一样不适于叶绿素的形成, 使其分解大于合成。所以如果未来青藏高原气温升高幅度较大, 植物将仍处于高温通过对叶绿素含量等的影响而造成光合作用受抑制的状态。因此, 气温升高对高寒植物和生态系统的影响可能比较复杂, 不同升温前景、不同环境要素的综合变化可能对植物产生不同的影响。

同时, 通过纵向比较发现, 叶绿素含量无论升高或降低, 都以矮嵩草为最大, 鹅绒委陵菜次之, 短穗兔耳草最低, 这与它们在群落中的功能有关, 也与它们各自的形态特征有关。矮嵩草叶片呈针形, 只有保证高的叶绿素 (主要为 Chl a) 含量才能保证足够的光合作用产物提供自身生长, 同时由于其个体矮而受到的紫外辐射相对较低, 从而能从形态上保证捕捉足够光能而避免光抑制, 由此叶绿素 b 的含量也较高。而短穗兔耳草和鹅绒委陵菜作为低矮平伏叶片植物, 叶面积较大, 叶绿素均匀分布, 光合能力强, 同时捕光色素 Chl b 的低水平, 能有效防止和减轻光抑制的伤害。Chl a/Chl b 在 3 种植物中都表现为对照最大, 随温度的增加, 各有不同程度的降低, 一方面说明在高寒环境中, 植物需要高的 Chl a/Chl b 来减少光抑制, 因为较强的 UV-B 辐射容易引起光合作用的光抑制, 过多的光能对光和结构有损伤作用, 使叶绿素尤其是捕光色素 Chl b 减少, 从而在一定程度上减少光能的吸收, 避免或减轻光抑制的伤害; 另一方面, 增温的环境在一定程度上缓解了这种由于 UV-B 辐射对植物造成在光合作用上的负效应, 新近的研究表明, 模拟增温可以缓解 UV-B

辐射带来的光抑制^[32]。

可溶性糖在植物生长发育和抗逆过程中起着非常重要的作用^[33]。E 温室下各物种叶片可溶性糖含量降低, 可能与植物进行旺盛的生命活动, 体内水分含量较高有关。一般认为高寒草甸水分较为充足, 因此如果将可溶性糖含量作为一种抗逆 (尤其抗寒) 生理指标, E 温室下各物种可溶性糖含量的变化可能预示未来适度增温 (如 E、D 温室, 增温 0.69 °C 和 1.07 °C) 将使青藏高原高寒草甸植物生长在更合适的温度下。矮嵩草叶片中可溶性糖含量随增温幅度持续增加, 这种趋势与它在增温后群落中的多度和生物量趋势一致^[24], 一方面说明矮嵩草可能适应更高的增温环境, 另一方面说明可溶性糖作为机体构建物质, 参与了果后营养期干物质的积累。同时, 纵向的比较也说明矮嵩草作为高寒草甸建群种, 其可溶性糖含量维持在一个较高的水平上。短穗兔耳草和鹅绒委陵菜在 B 温室和 A 温室下的下降, 说明增温幅度超过了其最适温度的临界阈值, 高温低湿的环境不利于可溶性糖含量的积累。

与可溶性糖一样, 可溶性蛋白也是一种重要的渗透调节物质。一般情况下, 可溶性蛋白含量与植物的抗逆性呈正相关, 随海拔升高, 可溶性蛋白含量增加^[33]。本实验中 3 种植物可溶性蛋白含量随增温幅度的增加呈先下降后上升的趋势, 表明可溶性蛋白含量更多的作为一种渗透调节物质。从对照到 C 温室, 随增温幅度增加, 植物所受低温环境胁迫减弱, 可溶性蛋白含量降低。B、A 温室中可溶性糖含量的上升预示着植物再次处于由于高温造成的胁迫环境中, 也预示着 C 温室所增加的温度可能为未来植物最适温度的最高阈值 (短穗兔耳草可能为 D 温室所增加温度)。

抗氧化酶类在植物生长发育过程中起着重要的作用。辐射较强、昼夜温差较大的高寒环境中容易导致细胞体内产生较多的超氧阴离子自由基 (O_2^-) 等活性氧。植物体内清除活性氧伤害的抗氧化酶类有 SOD、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 和过氧化氢酶 (CAT) 等, 在植物体几乎所有的细胞组分存在的主要活性氧清除途径中 SOD 都起着重要作用^[34]。SOD 可将 O_2^- 歧化为 H_2O_2 与 O_2 , 清除这些活性氧自由基, 以防止膜脂过氧化, 解除活性氧对植物体的伤害。E 温室下, 各物种叶片的 SOD 活性都接近最高, 但同时超氧阴离子自由基含量却是最低, 充分说明 E 温室下植物处于一个适宜的环境中, 水热状态使得 SOD 发挥抗氧化作用的最大功效, 对机体有害

的活性氧被控制在最低的水平;SOD 活性在 D 温室下的下降可能是由于水热状况的改变使其不能发挥最佳抗氧化效应,或此时自由基的清除有其他的抗氧化酶类主导。但 SOD 活性在 C、B、A 温室下的上升和超氧阴离子自由基含量在这些温室中的迅速上升,说明了植物对过高增温环境的不适应,同时也证实了 SOD 在抗氧化系统中的重要性,SOD 在此时仍发挥最主要的作用。另外,活性氧也是启动植物衰老的信号分子,过多的活性氧在对植物细胞造成伤害的同时还启动了细胞编程性死亡,导致了植物的衰老,叶绿素含量降低,这也从另一个方面解释了 A、B、C 等温室下矮嵩草和鹅绒委陵菜叶绿素含量的变化。另外,谷胱甘肽(GSH)是植物中普遍存在的硫醇,是植物体内重要的抗氧化剂,但谷胱甘肽含量通常被作为植物一种抗寒指标,温度增高对其含量的影响未见报道。谷胱甘肽含量在不同温室表现出的不同物种特异性,说明谷胱甘肽在抗氧化系统中发生作用的复杂性。

综上所述,模拟增温环境下青藏高原高寒草甸 3 种植物生理生化特性表明,在未来气候持续变暖的趋势下,植物将对由温度引起的各种环境变化以及由此引起的群落结构、功能变化产生积极的效应,并能通过自身生理生化特性的改变,对增温环境做出有利于自身生长的适应。通过对 3 种植物生理生化特性对模拟增温响应的横向和纵向比较发现,矮

嵩草和鹅绒委陵菜在 E 温室下综合表现较好,短穗兔耳草在 D 温室综合表现较好,结合其他研究者对模拟增温后生物量、分蘖、叶片数等生长特征以及高度、盖度等群落特征发生改变的研究结果,我们推断:未来青藏高原环境温度的适宜增加(如本实验 E、D 温室增加的空气温度,0.69 °C 和 1.07 °C)将会对植物的生理生化特性产生正效应,也将更适宜于植物的生长;相反,温度增加过高,将可能不利用植物的生长。

另外,温度升高对植物产生的影响长远且复杂,本实验仅对温度增加下 3 种高寒植物的部分生理生化特性进行研究,可能存在一定的局限性;并且温度除自身对植物产生影响外,也通过对土壤、大气含量与成分等的影响改变植物的生理生化特征、影响植物的生理生态特征,这使得模拟增温的效应变得更加复杂,因此植物生理生化特性及生理生态特征对温度增加的响应和适应机制,也有待进一步的研究。同时,在自然条件下,气温上升 3 °C 可能需要上百年的时间历程(当前气温的平均变率为 0.58 °C/100a, IPCC 2007,若按此计算,则需要 500 年),而模拟增温实验在较短时间内试验了增温效应,忽略了植物对自然界气候变化的长期适应过程,因此植物对气温升高的最初响应能否在长的时间尺度上持续还需要进一步验证。

参考文献:

- [1] ORESKES N. The scientific consensus on climate change[J]. *Science*, 1986; 306.
- [2] IPCC, 2007 IPCC, Climate Change 2007: The Scientific Basis, Cambridge Press, 2007.
- [3] ZHAO Z, WANG S, LUO Y. Assessments and projections of temperature rising since the establishment of IPCC[J]. *Advances in Climate Change Research*, 2007, 3(3): 183—184.
- [4] CHAPIN FS III, JEFFERIES R L, REYNOLDS J F, *et al.* Arctic plant physiological ecology in an ecosystem context[M]// *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. San Diego: Academic Press, 1992: 441—452.
- [5] 孙鸿烈, 郑 度. 青藏高原形成演化与发展[M]. 广州: 广东科技出版社, 1998.
- [6] 赵新全, 曹广民, 李英年, 等. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [7] YAO T D(姚檀栋), LIU X D(刘晓东), WANG N L(王宁练), *et al.* The climate variation of Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Science Bulletin(科学通报)*, 2000, 45(1): 98—106(in Chinese).
- [8] GRABHER G, GOTTFRIED M, PAULI H. Climate effects of mountain plants[J]. *Nature*, 1994, 369: 448—450.
- [9] LIU X D, CHEN B D. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades[J]. *International Journal of Climatology*, 2000, 20: 1 729—1 742.
- [10] CHAPIN FS III, SHAVER G R. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field[J]. *Ecology*, 1985, 66: 564—576.
- [11] ARFT A M, WALKER M D, GUREVITCH J, *et al.* Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment[J]. *Ecological Monographs*, 1999, 69: 491—511.
- [12] HENRY G H R, MOLAU U. Tundra plants and climate change: the international tundra experiment (ITEX)[J]. *Global Change Biolo-*

- gy, 1997, 3: 1-9.
- [13] HAVSTORM M, CALLAGHAN T V, JONASSON S. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high and sub-arctic sites[J]. *Oikos*, 1993, 66: 389-402.
- [14] WALKER M D, WAHREN C H, HOLLISTER R D, *et al.* Plant community responses to experimental warming across the tundra biome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2006, 103(5): 1 342-1 346.
- [15] ZHOU H K(周华坤), ZHOU X M(周兴民), ZHAO X Q(赵新全). A preliminary study of the influence of simulated greenhouse effect on a *Kobresia humilis* meadow[J]. *Journal of Plant Ecology(植物生态学报)*, 2000, 24(5): 547-553(in Chinese).
- [16] JULIA A K, JOHN H, ZHAO X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7: 1 170-1 179.
- [17] JULIA A K, JOHN H, ZHAO X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau[J]. *Ecological Applications*, 2007, 17(2): 541-557.
- [18] JULIA A K, JOHN H, ZHAO X Q. Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau[J]. *Ecosystems*, 2008, 11: 775-789.
- [19] MARCHAND F L, MERTENS S, KOCKELBERGH F. Performance of high arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11: 2 078-2 089.
- [20] CORNELISSEN J H C, VAN BODEGOM P M, AERTS R, *et al.* Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes[J]. *Ecology Letters*, 2007, 13: 619-627.
- [21] LIU W(刘伟), ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周立), *et al.* Biomass distribution pattern of degraded grassland in alpine meadow [J]. *Grassland of China(中国草地)*, 2005, 27(2): 9-15(in Chinese).
- [22] ZHOU H K(周华坤), HAN F(韩发), ZHOU L(周立), *et al.* Effects of alpine meadow degradation on clonal growth characteristics of *Lagotis brachystachya* [J]. *Chinese Journal of Ecology(生态学杂志)*, 2006, 25(8): 873-879(in Chinese).
- [23] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), ZHOU L(周立), *et al.* Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina* [J]. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 2006, 26(2): 508-520(in Chinese).
- [24] ZHAO J ZH(赵建中), PENG M(彭敏), LIU W(刘伟), *et al.* Correlation between growing characters of main species belonging to different functional groups and ground temperature in *Kobresia* meadow[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. (西北植物学报)*, 2012, 32(3): 559-565(in Chinese).
- [25] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic Bio-membranes[J]. *Methods Enzymol*, 1987, 148: 351-383.
- [26] 章骏德, 刘国屏, 施永宁, 等. 植物生理实验法[M]. 南昌: 江西人民出版社, 1982: 179-182.
- [27] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理与实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [28] GIANNOPIOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase. II. Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1997, 59: 315-318.
- [29] NIU SH L(牛书丽), HAN X G(韩兴国), MA K P(马克平), *et al.* Field facilities in global warming and terrestrial ecosystem research [J]. *Journal of Plant Ecology(植物生态学报)*, 2007, 31(2): 262-271(in Chinese).
- [30] RON M. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [31] GUO C A, LIU F, XU X M. Chlorophyll-b deficient and photosynthesis in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(5): 967-973.
- [32] HAN C, LIU Q. Short-term effects of experimental warming and enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthesis and antioxidant defense of *Picea asperata* seedlings[J]. *Plant Growth Regulation*, 2009, 58: 153-162.
- [33] HAN F(韩发), YUE X G(岳向国), SHI SH B(师生波). Physiological characteristics in cold resistance of several alpine plants in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. (西北植物学报)*, 2005, 25(12): 2 502-2 509(in Chinese).
- [34] HAN F(韩发), ZHOU D W(周党卫), TENG ZH H(滕中华), *et al.* 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).