

青藏高原几种高寒植物的抗寒生理特性*

韩 发, 岳向国, 师生波, 吴 兵, 李以康

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘 要 研究了青藏高原高寒地区 3 种多年生植物在生长过程中植物叶组织的可溶性糖、脯氨酸和丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性的变化及其生理特性。结果表明:矮嵩草(*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和黑褐苔草(*Carex atro-fusca*)叶中的可溶性糖含量随着生长期的进程而增加。脯氨酸含量的变化因植物种类的不同而表现各异,其中在各生长期,垂穗披碱草的脯氨酸含量均高于矮嵩草和黑褐苔草,并在草盛中期表现出明显的差异。3 种高寒植物叶片中的丙二醛(MDA)含量随着生长季和气温的变化而呈现不断增加的趋势。3 种植物中的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性表现出随生长期和气温变化而改变的趋势,但黑褐苔草的 2 种膜保护酶活性最高,垂穗披碱草的次之,矮嵩草最低。可见,在不同生长季,这 3 种高寒植物的抗寒生理反应或低温适应方式可能是多途径的,其中在抗寒物质代谢、膜脂过氧化能力和抗氧化酶系统等方面,有生理反应的共同规律和各自特有的生理抗寒特性,其适应性与抗逆性有所不同,这种差异和生理特性可能与高寒植物的遗传特性和极端高寒低温环境胁迫有关。

关键词 青藏高原;高寒植物;抗寒性;生理特性

中图分类号 Q 948.112+.2 **文献标识码** A

Physiological Characteristics in Cold Resistance of Several Alpine Plants in Qinghai-Tibet Plateau

HAN Fa, YU E Xiang-guo, SH I Sheng-bo, WU bing, L I Yi-kang

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China)

Abstract :The soluble sugar and proline contents, and the MDA, SOD, POD activities in the leaves of several perennial alpine plants, and the physiological characteristics of the plants during their growth were studied. The results showed that *Kobresia humilis*, *Elymus nutans* and *Carex atro-fusca* presented an increased soluble sugar content as they grew; their proline contents differed depending on the kinds of the plants and the proline content of *Elymus nutans* was higher than those of *Kobresia humilis* and *Kobresia humilis* at various growth stages, which appeared remarkable at the middle stage of quick and vigorous growth; the three plants presented a gradually increasing tendency in MDA content with the seasons and air temperature for their growth; the three plants presented a varying tendency in SOD and POD activity with the seasons and temperature for their growth, *Carex atro-fusca* appearing to have the highest SOD and POD activities, *Elymus nutans* taking the second position in the activities of the two enzyme and *Kobresia humilis* appearing to have the lowest SOD and POD activities. It is obvious that in different

* 收稿日期 2004-11-24 修改稿收到日期 2005-09-09

基金项目 国家自然科学基金资助项目(39770135, 30270240);中国科学院西高所知识创新领域前沿资助项目(CXLY-03-7);国家科技攻关计划项目(2005BA 901A 20)

作者简介 韩 发(1953-),男,研究员,博士生导师。E-mail hanfa@mail.nwipb.ac.cn

growing seasons, the three plants probably have many ways in physiological reactions of their cold resistances or their adaptation to low temperature, sharing common physiological reaction patterns and possessing their own physiological cold-resisting characteristics in the metabolisms of cold-resisting substances, the capacities of membrane lipid peroxidation and the system of anti-oxidative enzymes which result in their differences in adaptability and resistance: the differences probably relate to their genetic characteristics and extremely high and cold environments of alpine plants

Key words Qinghai-Tibet Plateau alpine plants cold resistance physiological characteristic

对大量农作物的研究已表明,一些农作物在低温锻炼过程中,细胞质膜透性、膜保护酶活性和抗氧化剂、蛋白质、碳水化合物、核酸和脂类等代谢物质会发生多种多样的生物化学变化,这些物质参与抗寒的生理过程,在寒冷环境下都具有保护作用,与提高植物的抗寒性密切相关^[1,2]。对低温和UV-B辐射等逆境胁迫下植物抗逆性的研究显示,大多数逆境胁迫因素都会导致大量的活性氧自由基形成,轻则引起细胞膜系统的过氧化损伤,重则造成叶绿体与线粒体等细胞器的功能损伤以及DNA与其它生物大分子的降解和失活,最终导致细胞死亡^[3,4]。低温逆境条件下的研究表明,植物体内的一些生理活性物质,如抗氧化剂和抗氧化酶的多少是植物能否适应逆境的重要生理生化指标,与植物抗逆能力的强弱密切相关^[5]。

有关植物形态和生态学方面的研究已表明,分布在我国青藏高原地区的高寒植物是经过长期低温适应和进化而形成的特殊种群,是青藏高原高寒草甸生态系统的重要组成部分^[6,7]。本试验所选用的3种植物均为多年生草本植物,是高寒草甸的优势种和建群植物之一,也是青藏高原高寒地区不同抗寒植物的代表种,具有植株低矮、丛生、呈莲座状,被茸毛或厚的角质层和营养生殖等抗逆的特殊形态、生态-生物学特征^[8],以及草质优良,营养价值高,适应性强的特点。然而,对该地区高寒低温和强紫外线辐射等极端生态环境胁迫下植物抗逆的生理特性、抗寒物质和抗氧化系统的变化规律等报道不多。本研究以青藏高原高海拔地区的3种典型高寒植物为对象,探讨了高寒植物在青藏高原极端环境胁迫下的生理适应特性和变化规律,以期对青藏高原草地畜牧业的可持续发展提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验区生态环境概况

本研究在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。该站地处青藏高原东北隅,位于祁连山东段冷龙岭南麓,北纬37°29'~37°45',东经101°12'~101°33',海拔3200~3500 m^[9],是亚洲地区海拔最高的国家级高寒草甸生态系统研究站。

试验所在地区是我国典型的高寒草甸地带,年平均气温为-1.7℃,1月份平均气温-13℃,极端最低气温可达-31.5℃。温度年差小而日较差悬殊,气温日差在暖季可达14℃以上,夜间和早晨由于冷空气下降,气温常低于0℃。太阳辐射强烈,UV-B强度是低海拔地区(南京)的1.5倍^[10]。由于海拔高,气温低等因素,生态环境条件十分恶劣。植物的生长季节十分短(植物的稳定生长期不到110 d),而且在生长季经常出现霜冻以及风雪、冰雹等天气。寒潮和冷空气侵入频繁,强度大;该区无四季之分,仅有冷暖季之别,冷季漫长而寒冷,暖季短暂而气温稍高。全年无绝对无霜期。

1.2 植物材料

选择试验区内已生长3年的3种典型高寒植物:垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、黑褐苔草(*Carex atrofusca*)和矮嵩草(*Kobresia humilis*)为研究对象,分别于植物的返青期、草盛中期、草盛后期和枯黄期进行定点标记观测和取样分析。

1.3 测定方法

1.3.1 可溶性糖含量测定 参照章骏德等^[11]方法。称取新鲜材料1.0 g放入大试管中,加入20 mL蒸馏水,沸水浴加热提取20 min,冷却后倾入100 mL容量瓶中,用10 mL蒸馏水冲洗试管数次,加5% ZnSO₄ 2.0 mL,摇匀,再加入2.0 mL 0.3 mol·L⁻¹ Ba(OH)₂,摇匀,然后用蒸馏水定容至100 mL。充分摇匀后静置过夜,取上清液,在4℃保存备用。植物样品可溶性糖含量的测定,取上述上清液1.0 mL于试管中,加1.0 mL蒸馏水稀释,再加0.5 mL 蒽酮-醋酸乙酯(1.0 g蒽酮溶于50 mL醋酸乙酯)

试剂,然后沿管壁缓缓加入 5.0 mL 浓硫酸,先将试管轻摇一下,待醋酸乙酯水解后,再震荡试管使液体混合均匀后,立即放入沸水浴中加热 10 min,冷却至室温后在 620 nm 波长处测定 OD 值.试验重复 3 次,取平均值.用蔗糖标准液代替上清液,制作标准曲线,以确定植物叶片组织中的可溶性糖含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$).

1.3.2 脯氨酸含量测定 参考刘祖祺等^[12]方法,称取 1.0 g 新鲜材料,加入 80% 乙醇 10 mL,于研钵中研磨成匀浆.匀浆液定容至 25 mL,混匀,在 80 温水浴中提取 20 min.再加入 0.5 g 人造沸石和 2 g 活性碳,然后振荡 0.5 min,匀浆液在 $1000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心 10 min,取上清液保存备用.在测定不同植物样品的脯氨酸含量之前,以 OD 值为纵坐标,标准脯氨酸的浓度为横坐标,绘制标准曲线.然后取上述上清液 2.0 mL,分别加入 2.0 mL 冰醋酸 2.0 mL 酸性茚三酮试剂,于沸水中加热 15 min.冷却后在 515 nm 波长处测 OD 值.试验重复 3 次,取平均值.从标准曲线上查出每毫升被测样品液脯氨酸的含量,再计算出每克鲜样品中脯氨酸的平均含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$).

1.3.3 蛋白质含量的测定 按 Bradford^[13]方法进行测定.

1.3.4 超氧化物歧化酶(SOD)活性测定 参考刘祖祺等^[12]方法,称取新鲜材料 0.5 g,加入含 3% PVP 的 $62.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、pH 7.8 磷酸缓冲液(PBS)5.0 mL,冰浴上匀浆,匀浆在 4℃ 下 15000 g 离心 20 min.取上清液在 4℃ 保存备用.酶活性测定参照邹琦^[11]方法进行,按酶反应体系依次加入反应液: $62.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、pH 7.8 PBS 2.4 mL、 $0.06 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 核黄素 0.2 mL、 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 甲硫氨酸 0.2 mL、 $0.003 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 乙二胺四乙酸二钠(EDTA- Na_2)0.1 mL、适量酶液和氮蓝四唑(NBT)0.2 mL.以不加酶液(用缓冲液代替)的试管为最大光化还原管,用缓冲液作空白管(用缓冲液代替 NBT).然后将各管在 400 lx 光照下反应 25 min 进行光化还原.在 650 nm 波长处测定反应液的 OD 值,以抑制 NBT 光化还原 50% 作为一个酶单位(unit),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示.试验重复 3 次,取平均值.

1.3.5 过氧化物酶(POD)活性测定 参考刘祖祺等^[12]方法,取上述在 4℃ 保存的上清液(酶液)1.0

mL,加入 3.0 mL 愈创木酚反应混合液($100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、pH 7.0 PBS, $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 愈创木酚),混匀,25℃ 温育 5 min,加入 $20 \mu\text{L}$ H_2O_2 启动反应在 470 nm 波长处作时间扫描,扫描曲线斜率为酶反应速率,以每分钟的 $\text{OD}_{470 \text{ nm}}$ 值增加 0.01 为一个酶活性单位(unit),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 蛋白表示.试验重复 3 次,取平均值.

1.3.6 丙二醛(MDA)含量的测定 样品提取方法与 SOD 酶液的提取相同,取 1.0 mL 提取液,加入 $62.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 、pH 7.8 PBS 1.0 mL,10% 三氯乙酸(TCA)(含 0.5% 硫代巴比妥酸)(TBA)2.0 mL,煮沸 15 min 后于冰水中快速冷却, $4000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 20 min,以 10% TCA 为参比,在 532、600 和 450 nm 波长处测定 OD 值.试验重复 3 次,取平均值.按赵世杰等^[14]方法计算 MDA 含量.

计算公式 $C = 6.45(D_{532}) - (D_{600}) - 0.56D_{450}$
式中, C 为 MDA 的浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$); D_{450} 、 D_{532} 、 D_{600} 分别为 450、532 和 600 nm 波长下的消光度值.

2 结果与分析

2.1 植物叶片可溶性糖含量的季节变化

图 1 表明,3 种高寒植物叶片的可溶性糖含量随着生育期进程而逐渐增加,其中黑褐苔草与垂穗披碱草叶片可溶性糖含量的增加较为明显,而矮嵩草叶片可溶性糖含量的变化与其它 2 种植物有所不同,在返青期与草盛中期其含量相近,在草盛后期略有下降,但在枯黄期明显升高,这很可能与不同植物种类的遗传特性和适应性差异有关.从 4 个不同的生长阶段可以看出,3 种不同植物叶组织中可溶性糖积累最多的时期都出现在枯黄期.同时,矮嵩草、黑褐苔草和垂穗披碱草在枯黄期的可溶性糖含量分别是返青期的 1.41 倍、2.10 倍和 4.69 倍,说明 3 种高寒植物在秋季的低温锻炼过程中,可溶性糖含量的大量积累是产生抗寒性的一种生理适应性变化.从糖含量的季节变化也可以看出,3 种高寒植物叶组织可溶性糖总含量的变化趋势,都呈现出随生育期的进程而明显增加的规律.而在同一物候期,3 种高寒植物间其含量都存在着较大的差异.如果与试验区的气温变化相比较就不难看出,3 种高寒植物叶组织可溶性糖总含量的变化,基本表现为随着气温的降低和生育期的进程而依次增加.可见,3 种

高寒植物体内可溶性糖含量的大量积累,对加强高寒植物的营养,提高高寒植物的适应性和抗寒性可能具有重要的作用.

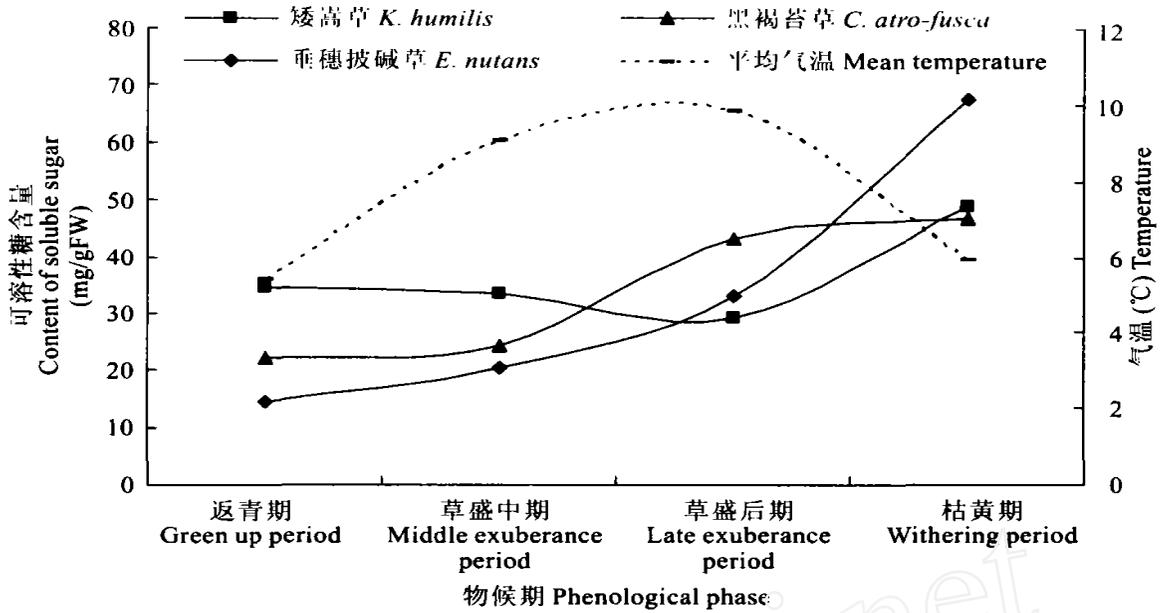


图 1 3 种高寒植物叶片可溶性糖含量的季节变化

Fig 1 Seasonal changes of the soluble sugar contents in the leaves of the three alpine plants

2.2 植物叶片脯氨酸含量的季节变化

由图 2 可知,3 种高寒植物叶片中脯氨酸含量的季节动态变化趋势和特征各不相同.其中垂穗披碱草叶片的脯氨酸含量,在 4 个不同物候期都居 3

种高寒植物之首,而且在返青期、草盛中期和草盛后期之间的含量变化幅度很小,到枯黄期降到最低值(只有草盛中期的 64.2%)矮嵩草叶片的脯氨酸含量变化趋势与垂穗披碱草的变化趋势恰恰相反,在

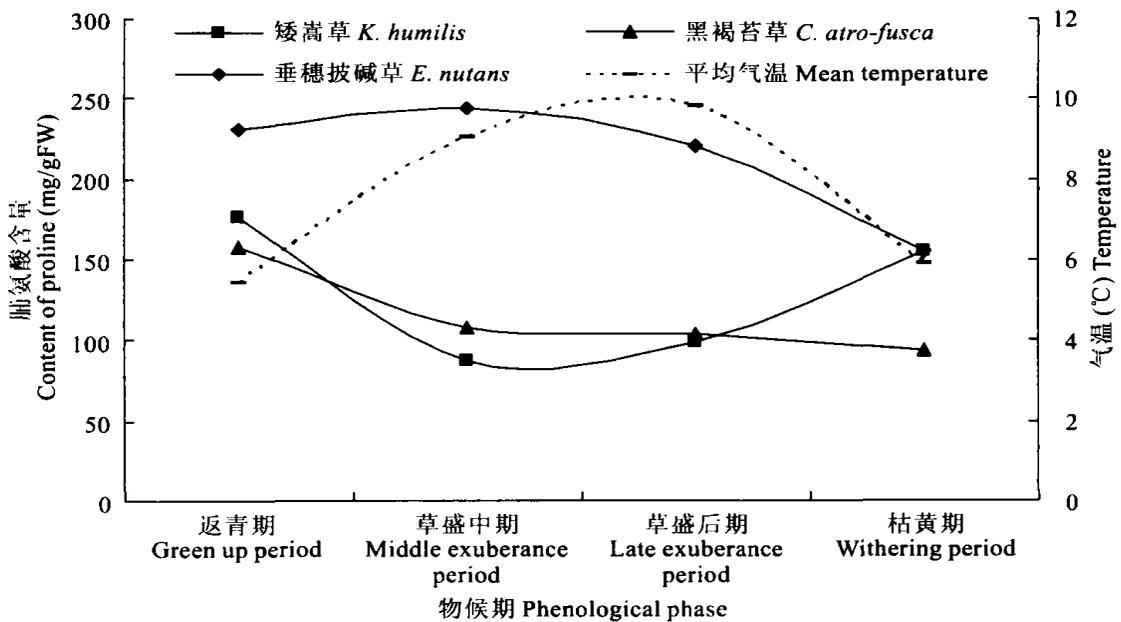


图 2 3 种高寒植物叶片中脯氨酸含量的季节变化

Fig 2 Seasonal changes of the proline contents in the leaves of the three alpine plants

牧草的返青期和枯黄期,即在气温很低的早春和秋末,叶片中积累着较高的脯氨酸含量,而在草盛中期和后期,即在最温暖的生长季节,叶片中所积累的脯氨酸量很低;而黑褐苔草叶片中脯氨酸含量的变化趋势与前两者有所不同,则随物候期的进程而出现由高到低的变化规律,即在返青期至草盛中期,脯氨酸含量下降明显,而草盛中期至枯黄期含量下降微小,差异不明显,说明不同高寒植物间及其不同生长期时期脯氨酸的积累变化是不一样的。3种高寒植物叶片脯氨酸含量的变化与气温变化相比,从中可以看出,垂穗披碱草叶组织中脯氨酸含量的变化与气温的变化趋势相似;而矮嵩草的脯氨酸含量变化与气温的变化则相反;黑褐苔草叶组织中脯氨酸含量的变化似乎与气温的变化无明显的联系。由此可见,高寒植物的抗寒性不同^[15],在高寒地区的不同生长期,不同植物叶组织中积累的脯氨酸含量具有明显的差异,这就表明脯氨酸的变化不仅与高寒植物早春和越冬前的冷适应或冷锻炼有密切的关系,而且这种差异可能与不同高寒植物的遗传特性有关,其原因有待于进一步研究。

2.3 抗氧化物质和保护酶活性变化

在青藏高原特殊的生态环境条件下,矮嵩草、垂穗披碱草和黑褐苔草叶组织中的MDA含量具有明显的变化规律(图3),均随着生育期的进程而不断明显增加,一直到9月下旬(枯黄期),叶组织中积累的MDA含量达到最高值。表明这3种高寒植物体

内MDA含量的积累不仅受气温变化的影响,同时与植物本身的衰老程度直接有关,即随着物候期的不断推进,细胞中活性氧的代谢平衡不断被打破,产生大量的活性氧,加剧了膜脂过氧化作用,从而造成了植物细胞中MDA含量的大量积累。从图3还可以看出,在同一物候期,3种高寒植物之间,其MDA含量的变化差异并不很大;而在不同物候期之间,3种高寒植物的MDA含量差异很大,如枯黄期的MDA含量是返青期的3倍多,表现出了3种高寒植物MDA含量的变化均随着生长季节动态而改变的规律特点。由此可见,青藏高原独特的生长季节变化和高寒低温等胁迫因素,对3种植物的细胞膜造成了一定的伤害,这种伤害不仅随着海拔的升高而加剧^[11],而且受短促的生长季节和高寒低温的严重影响。从图4可以看出,不论是在返青期还是在草盛期或枯黄期,黑褐苔草、垂穗披碱草和矮嵩草之间,3种植物叶片的SOD活性具有很大的差异,其中黑褐苔草的SOD与POD活性最高,垂穗披碱草的较高,矮嵩草的最低。但在4个不同生育期,这3种高寒植物的SOD活性均具有一致的变化趋势,基本上随着温度的变化而改变。如在返青期,3种高寒植物的SOD活性都比较高,到草盛中期这两种酶的活性均有不同程度的增加,并达到物候期的最高酶活性,而在草盛后期开始下降,到枯黄期酶活性降到最低,但3种植物间差异明显。

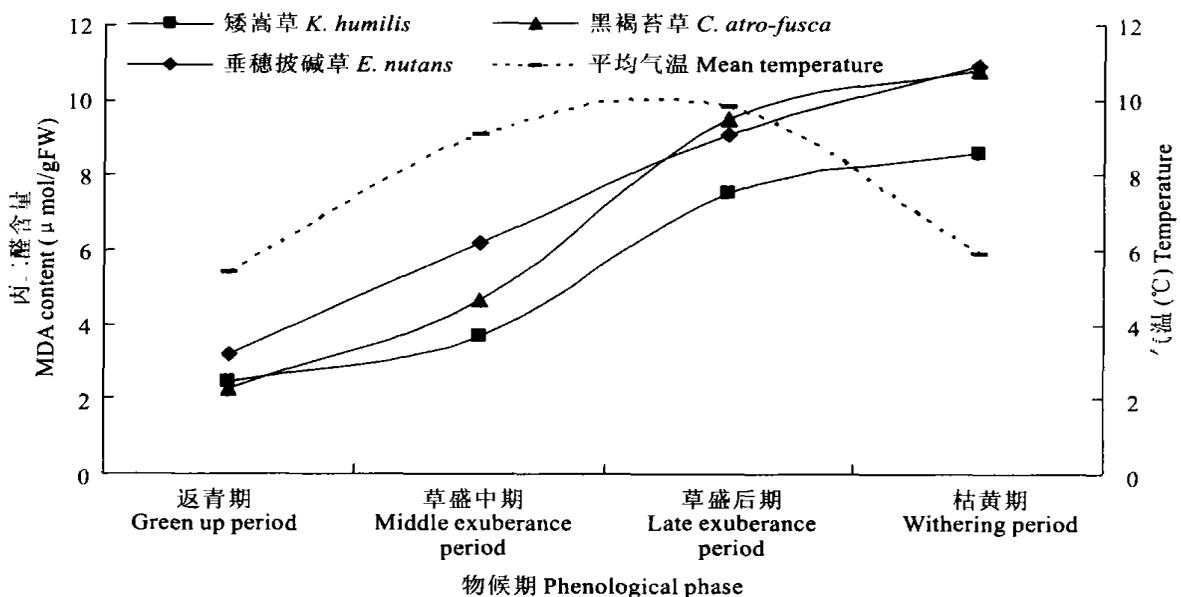


图3 3种高寒植物叶片丙二醛(MDA)含量的季节变化

Fig. 3 Seasonal changes of MDA contents in the leaves of the three alpine plants

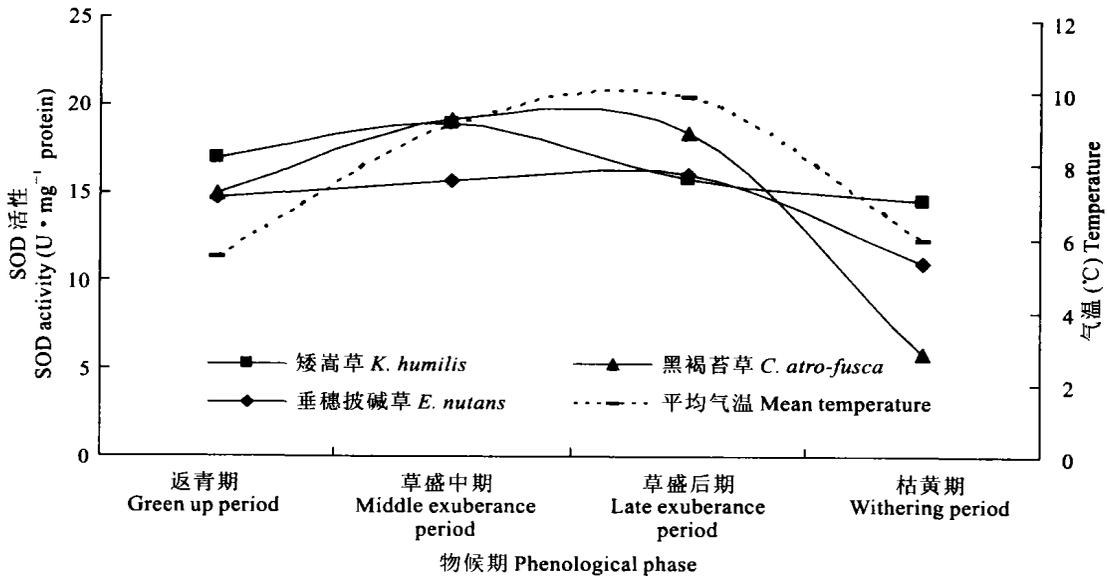


图 4 3 种高寒植物叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性季节变化

Fig. 4 Seasonal changes of SOD activities in the leaves of the three alpine plants

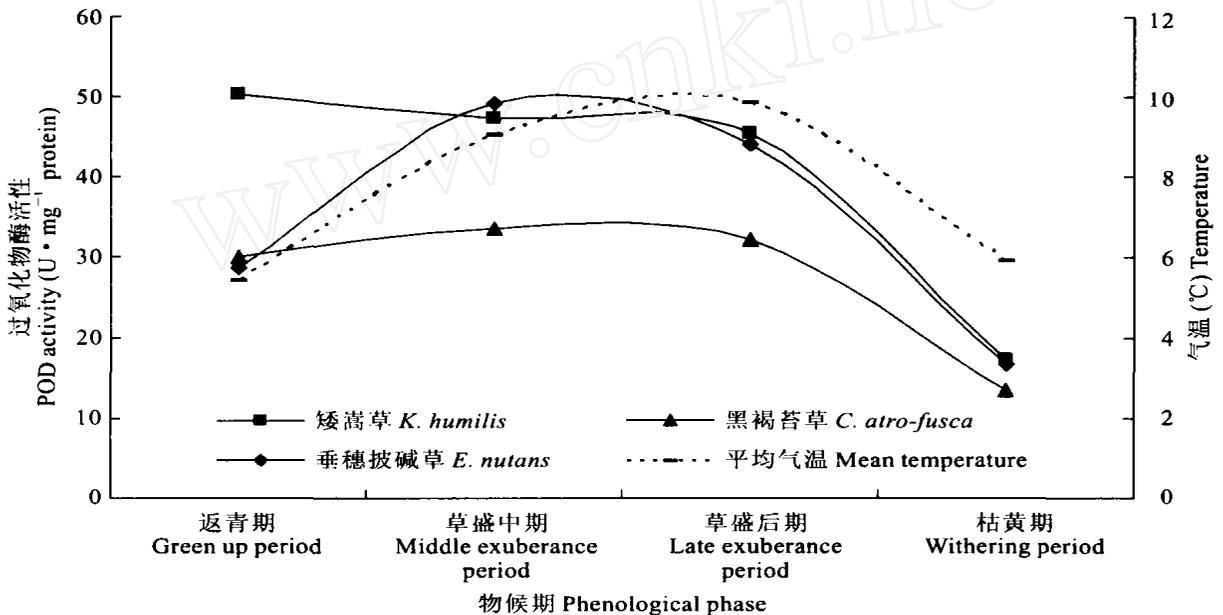


图 5 3 种高寒植物叶片过氧化物酶(POD)活性季节变化

Fig. 5 Seasonal changes of POD activities in the leaves of the three alpine plants

从图 5 可知,3 种高寒植物间 POD 活性变化与 SOD 的活性变化趋势基本相似,POD 活性的峰值都出现在草盛中期,变化明显,而 SOD 活性的峰值也出现在草盛中期,但变化曲线比较平滑.从图 4 和图 5 可以看出,SOD 和 POD 活性在各高寒植物之间存在着明显的差异.不同生长时期这两种酶活性的变化特点基本相似,都与原产地的气温和季节动态变化相吻合.表明高寒植物的抗氧化酶除了种类

之间存在差异外,受高寒低温等环境因子胁迫的影响较大.高寒植物叶组织细胞中 SOD 和 POD 活性的变化对体内抗氧化系统的改变,清除自由基,调节或激活高寒植物的抗逆性可能起着重要作用^[12].

3 讨论

(1)植物可溶性糖含量的变化与海拔高度关系密切,随着海拔的升高植物体内可溶性糖的含量愈

多^[16,17]。而本实验结果表明,高寒植物可溶性糖含量的变化与物候期和气温直接有关,长期生长在青藏高原极端恶劣环境条件下的矮嵩草、垂穗披碱草和黑褐苔草均能在十分短暂的生长季节里,随物候期的进程而不断积累可溶性糖,到枯黄期使3种高寒植物体内可溶性糖的积累达到了最高值,说明这对提高高寒地区多年生植物的抗寒性具有重要作用。因为高浓度的可溶性糖可降低冰点,抑制细胞结冰时胞内水分的移动^[18],防止细胞膜因结冰引起的伤害^[19],预防蛋白质低温凝固^[20]。因此,在生长后期多年生高寒植物大量积累可溶性糖,为提高其抗寒能力提供了主要的物质基础,这很可能是高寒植物在长期的高寒低温逆境中形成的一种生理适应特性。有关抗寒性的研究已证明,低温环境胁迫能刺激脯氨酸及其它氨基酸的合成及抑制其氧化降解,在低温寒冷环境中,许多植物体内的脯氨酸含量增加^[21],从而提高蛋白质的稳定性,增强植物的抗逆性和对低温寒冷的适应性^[22]。本实验结果亦证明了这一点,青藏高原的极端高寒生态环境更能促进高寒植物体内脯氨酸的大量积累,在不同生长阶段的抗寒或低温锻炼中,可溶性糖和脯氨酸作为抗寒保护物质发挥着更重要的作用,为高寒植物的防寒或脱冻适应、再生或萌发等提供了营养和能量,这两种物质含量的增加或减少都与植物本身非常短暂的物候期和气温变化密切相关。因此,可溶性糖与脯氨酸在高寒植物的低温适应和抗逆过程中比低海拔植物更具有重要的生理功能和特殊的保护作用,是高寒植物适应和抵抗或避免极端高寒低温胁迫、强UV-B辐射等危害不可缺少的生理基础。

(2)韩发等^[16]已发现,随海拔升高,矮嵩草叶中过氧化物酶活性升高,类胡萝卜素和类黄酮含量明显增加,表明这种生理现象是高寒植物对高海拔地区低温和强紫外线等环境胁迫的一种防御,是高寒植物适应不利环境的一种“保护性反应”。Wildi和Lutz^[24]研究了9种不同海拔高度的植物后发现,大多数高海拔植物的抗氧化剂(抗坏血酸、谷胱甘肽、 β 胡萝卜素及维生素E)总体含量显著高于低海拔植物,植物的抗氧化剂含量与海拔高度间存在明显的相关性,每种植物积累抗氧化剂的方式有所不同。陈雄等^[25](1999)对大车前(*Plantago major*)叶和根中抗氧化系统研究亦发现,随海拔升高,根中POD和SOD活性显著升高,叶中的POD和SOD活性则逐渐降低,认为这种变化趋势可能有利于生长在高

海拔地区植物根的越冬。从本研究的结果来看,生长在青藏高原高海拔地区的高寒植物,在极端环境条件下,体内活性氧的产生与清除及抗氧化系统的变化活跃,差异非常明显,说明高寒植物的低温适应和抗逆性的提高与抗氧化物质(MDA)含量和抗氧化酶(SOD和POD)活性的变化具有特殊的关系。

(3)本实验结果亦表明,从返青期至枯黄期,垂穗披碱草和黑褐苔草叶片的SOD和POD酶活性随MDA含量增多而升高,SOD和POD活性变化与膜脂过氧化水平基本一致,这意味高寒植物体内自由基的产生与清除在抗氧化系统作用下,仍然保持着一个平衡的过程,SOD和POD能有效地清除过剩的活性氧自由基,参与抑制膜脂过氧化的过程,从而减轻膜伤害程度,增强了植物的抗寒性。SOD和POD活性与MDA含量的动态变化过程体现了高寒植物对极端低温环境胁迫的适应过程。从返青期至草盛期,随着体内活性氧含量的增加,保护酶活性也相应上升以加强抗氧化能力。随着枯黄期到来,高寒地区气温急剧下降,植物的生理代谢活动受到严重破坏,SOD和POD两种保护酶活性迅速降低,不能清除过量的活性氧,导致MDA含量持续升高,超过植物所能承受的最高阈值,造成对高寒植物的氧化伤害。

(4)综上所述,生长在青藏高原高寒地区的不同植物其抗寒特性并不完全一样,既表现出了青藏高原高寒植物所具有的较强的抗寒共性,同时又反映了不同高寒植物和不同生育期之间存在的生理抗寒的不一致性,说明高寒环境胁迫下,为了适应或抵抗极端低温等环境胁迫的影响,高寒植物矮嵩草、垂穗披碱草和黑褐苔草的抗寒生理反应或低温适应方式是多途径的,从抗寒物质代谢到酶系统等方面,都有生理反应的共同规律和各自特有的生理抗寒特性。不仅要通过不断的驯化适应以及植物本身的遗传变异获得强抗寒性,而且要通过抗氧化系统等多种途径不断清除体内由高寒胁迫产生的活性氧自由基,控制膜脂过氧化水平,有利地保护细胞内膜系统结构不受伤害,进而保证高寒植物在极端高寒低温胁迫环境下各项生理活动的正常进行,以及抵抗外界极端环境胁迫引起的伤害,这些不同变化的共同结果可能强化了高寒植物的生理功能特性,改善了植物的物质代谢,增强了高寒植物的抗寒性,这是一个值得继续深入研究的问题。

参考文献:

- [1] CHENG SH Y(陈少裕). Lipid peroxidation and stress in plant[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1989, 6(4): 211- 217(in Chinese).
- [2] OL IEN C R, LESTER G E. Freeze-induced changes in soluble carbohydrate of rye[J]. *Crop Science*, 1985, 25: 288- 290
- [3] ZHOU R L(周瑞莲), ZHAO H L(赵哈林). Protecting enzyme system of berbage and its functions in the cold growing process in alpine and cold region[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*. (西北植物学报), 2002, 22(3): 566- 573(in Chinese).
- [4] ZHOU D W(周党卫), ZHU W Y(朱文琰), TENG ZH H(滕中华), et al Antioxidative compounds of *Polygonum viviparum* L. from different altitudes[J]. *Chin. J. Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2003, 9(5): 489- 492(in Chinese).
- [5] ZHAO F G(赵福庚), HEL F(何龙飞), LUO Q Y(罗庆云). Plant resistance physiobology[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 1- 216
- [6] 中国科学院西北高原生物研究所. The proceedings of the international symposium of alpine meadow ecosystem [M]. 北京: 科学出版社, 1989: 1- 179
- [7] 周兴民. The Kobresia meadow in China[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 1- 125
- [8] 周兴民, 李健华. The major vegetation and its geographical distribution principles in Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem [A]. The ecosystem in alpine meadow [C]. 北京: 科学出版社, 1982: 9- 18
- [9] YANG F T(杨福囤). A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem [J]. *Alpine Meadow Ecosystem* (高寒草甸生态系统), 1982: 1- 8(in Chinese).
- [10] SHI SH B(师生波), BEN G Y(贲桂英), HAN F(韩 发). A analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B absorbing compounds in different regions[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1999, 23(6): 529- 535(in Chinese).
- [11] 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
- [12] 刘祖祺, 张石诚. Plant resistance physiology[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 369- 382
- [13] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(5): 248- 254
- [14] ZHAO SH J(赵世杰), XU CH CH(许长城), ZOU Q(邹 琦), et al. Improvement of the malondialdehyde measurement in plant tissue [J]. *Plant Physiology Comm* (植物生理学通讯), 1994, 30(3): 207- 210(in Chinese).
- [15] TENG ZH H(滕中华), ZHOU D W(周党卫), SHI SH B(师生波), et al. Relations between membrane permeability and cold resistance of three alpine plants in Qinghai-Xizang plateau[J]. *Grassland of China* (中国草地), 2001, 23(4): 37- 47(in Chinese).
- [16] HAN F(韩 发), BEN G Y(贲桂英), SHI SH B(师生波). Comparatives study on the resistance of *Kobresia humilis* grown at different altitudes in Qinghai-Xizang plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1998, 18(6): 654- 659(in Chinese).
- [17] ZHANG SH Y(张树源), BA IX F(白雪芳), MA ZH Y(马占英). A comparison of basic cold-tolerant physiology between three cushion plants[J]. *Acta Biologica Plateau Sinica* (高原生物学集刊), 1987, (6): 165- 169(in Chinese).
- [18] HENDERSHOT K L, VOLLEN EC J J. Nitrogen pools in roots of *Medicago sativa* L. after defoliation[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1993, 141(2): 129- 135
- [19] RAJA SHEKEVAR C, et al. Frost damage in hardy herbaceous species[A]. Lyons J M. Low temperature stress in crop plants- the role of membrane [C]. New York: Academic Press, 1979: 255- 274
- [20] ANCHORODOGU Y T J, RUDOLPH A S, CARPENTER J F, et al. Modes of interaction of cryoprotectants with membrane phospholipids during freezing[J]. *Cryobiology*, 1987, 24: 324- 331
- [21] 刘祖祺, 张石诚. Plant resistance physiology[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 8- 80
- [22] ZHAO F G(赵福庚), LIU Y L(刘友良). Advance in study on metabolism and regulation of proline in higher plants under stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, 16(5): 540- 546(in Chinese).
- [23] WLDIB, LUTZ C. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitude[J]. *Plant Cell Environment*, 1996, 19: 138- 146
- [24] CHEN X(陈 雄), WANG ZL(王宗灵), REN H X(任红旭), et al. Effects of altitude on antioxidative system in leaves and roots of *Plantago major*[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1999, 41(8): 846- 850(in Chinese).