

青藏高原不同海拔矮嵩草抗氧化系统的比较*

韩发¹, 周党卫¹, 滕中华^{1, 2}, 朱文琰¹, 师生波¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 2 西南农业大学农学系, 重庆 400716)

摘要 对生长在青藏高原不同海拔自然生境下的多年生典型抗寒植物—矮嵩草(*Kobresia humilis*)的抗氧化系统进行了比较研究。结果表明,矮嵩草的叶组织中,非酶抗氧化系统物质脯氨酸(Pro)和抗坏血酸(A SA),随着海拔升高具有明显的增加趋势。在抗氧化酶系统中,过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均随海拔的升高,而明显增强。但叶中的超氧化物歧化酶(SOD),随着海拔的升高,其活性有下降趋势,三者变化趋势并不一致。高海拔矮嵩草的植株与低海拔的植株相比,叶细胞内的膜脂过氧化加剧,丙二醛(MDA)含量明显增加。细胞可溶性蛋白也随海拔升高显著增加。根中的抗氧化系统变化与叶中的有所不同。根中A SA含量随海拔而显著升高,且较叶中的增加明显,但Pro含量则有所减少。根中的CAT和POD活性变化与叶中的变化趋势基本一致,且随海拔高度的增加,根中的CAT活性较叶中的变化更为明显。而根中的SOD活性变化不如叶中明显,MDA含量随海拔增高,其变化趋势比叶中的小。可见,青藏高原典型抗寒植物矮嵩草体内的两类抗氧化系统,在不同海拔条件下可能存在互补协同的调节作用,这可能是矮嵩草适应或抵抗高原极端高寒低温和强UV-B辐射等环境胁迫的重要生理机制之一。

关键词 青藏高原 矮嵩草 抗氧化系统 海拔

中图分类号 Q948.11 文献标识码 A

Comparison of antioxidative system in *Kobresia humilis* grown at different altitudes on Qinghai-Tibet Plateau

HAN Fa¹, ZHOU Dangwei¹, TEN G Zhong-hua^{1,2}, ZHU Wen-yan¹, SH I Sheng-bo¹

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2 Department of Agronomy, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China)

Abstract The antioxidative system of perennial forage grass (*Kobresia humilis*) were studied at different altitudes outdoors in Qinghai-Tibet Plateau. The result showed that free proline and ascorbic acid (A SA) were increased obviously in leaves with the altitude ascended while superoxide dismutase (SOD) activity was slightly decreased. Activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT) both were increased significantly with the increase in elevation, especially CAT. The changes of three main enzymes activity were not consistent with each other as altitude elevated. Membrane lipid peroxidation increased and led to high accumulation of malondialdehyde (MDA) in cell. On the other hand, the total soluble protein increased significantly. But antioxidative system in roots varied differently with leaves. A SA increased more obviously in roots as compared to the leaves while Pro tended to decline with the altitude increased. The changes of

* 收稿日期 2002-08-20 修改稿收到日期 2003-04-30

基金项目 中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-07),国家自然科学基金资助项目(30270240)和中国科学院海拔高寒草甸生态系统定位站基金资助项目

作者简介 韩发(1952-),男(汉族),研究员。E-mail Hanfa@mail.nwipb.ac.cn

POD and CAT activity in roots were similar to the leaves and the later changed more clearly, but SOD activity appeared not clearly and MDA changed less than that in leaves. Hence, the two antioxidative systems probably existed a collaboration relationship to each other, which may play an important physiological mechanism for role in *Kobresia humilis* to adapt the plateau environmental stresses of extreme cold temperatures and high UV-B radiation.

Key words Qinghai-Tibet Plateau; *Kobresia humilis*; antioxidative system; altitudes

许多学者对低温、干旱和UV-B辐射等逆境胁迫下植物抗逆性的研究表明,在极端环境条件下,植物体内会产生过量活性氧自由基,对细胞膜系统产生伤害,甚至导致细胞衰老或死亡^[1-3]。但细胞内的酶系统过氧化物酶(POD),超氧化物歧化酶(SOD)等及非酶系统抗氧化物质抗坏血酸(AsA)、类胡萝卜素(Car)和脯氨酸(Pro)具有清除活性氧自由基、保护膜系统、使细胞不受伤害等的作用和功能^[4]。一些研究表明,植物体内抗氧化物质活力大小和含量多少是植物能否适应不良环境的重要表现,与植物抗逆性的强弱能力有着密切的关系^[5,6]。

青藏高原地势高亢,气候十分恶劣。植物在其生长季里,经常遭受极端低温、强UV-B辐射等不良环境因子的直接影响。长期处在这种高海拔极端生态环境下的矮嵩草(*Kobresia humilis*),是广布于青藏高原高海拔地区的一种典型的高山优良牧草,也是高寒草甸的优势种和建群种之一。长期的自然选择和自身的遗传变异,使其获得了极强的抗低温和强UV-B辐射等逆境胁迫的能力。因此,比较分析青藏高原不同海拔条件下高寒植物的抗氧化系统特征,对于揭示高寒植物独特的抗逆机理,筛选优良的抗逆种质资源及保护脆弱的高寒生态系统均具有重要而深远的意义。

尽管关于低温等逆境条件下植物的抗氧化系统的报道很多,但关于高山植物的抗氧化系统的研究工作较少,仅见零星报道^[7,8]。本文研究了4种不同海拔梯度下,典型高山植物矮嵩草抗氧化系统的变化规律及其特征,以便进一步深入探讨抗氧化系统在高山植物适应青藏高原极端环境胁迫中的生理作用。

1 材料与方法

1.1 采样地点及气候概况

矮嵩草(*Kobresia humilis*)分别采自青藏高原的4个不同海拔地区。它们分别是:(1)西宁海拔

2200 m,年均温为5.8℃,最冷月均温为-8.1℃,7月份月均温为20.0℃,年总辐射为612.5 MJ·m⁻²,7月份降水量79.8 mm;(2)老爷山山腰地段(大通县境内),海拔2700 m,年均气温为5.6℃,最冷月平均气温-11.3℃,7月份平均气温17.2℃,年总辐射为586.2 MJ·m⁻²,7月份降水量102.5 mm,为高山灌丛草甸土;(3)中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区(门源县境内),海拔3200 m,年均气温-1.7℃,最冷月平均气温-15.0℃,7月份平均气温为10.1℃,年总辐射为650 MJ·m⁻²,7月份降水量109.0 mm,为高山灌丛草甸土;(4)大坂山山顶,海拔3980 m,此处与3200 m处的采样地区一样,为原始高山灌丛草甸土,同属于高寒灌丛和高寒草甸类型。气候极为寒冷,UV-B辐射强烈,气候变化无常,在植物的生长季节里,大风、冰雪和零下低温的天气仍然非常频繁。

1.2 样品采集与处理

在7月初,即矮嵩草的开花后期,从低海拔的西宁开始采集试验材料。其中西宁的矮嵩草是从中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区,移栽在(西宁)中国科学院西北高原生物所内试验地,适应生长1年多的植株,移栽矮嵩草所用的土壤均为3200 m处的高山灌丛草甸土。试验材料的采集,在早晨10:00~12:00依次采集植物全株,立即放入冰瓶中,带回西宁实验室,用4℃左右的冷水,洗净泥土,分出活根和完整的成熟叶片,并分别用同样温度的蒸馏水洗3次,用滤纸吸干水分,放入保鲜袋中,立即放入-30℃冰箱中冷冻保存,以备各项分析之用。

1.3 测定方法

Pro含量测定按照《植物生理实验指导》方法^[9],用磺基水杨酸提取,冰乙酸和酸性水合茚三酮显色后,甲苯萃取红色产物,用日产UV-1601型紫外-可见分光光度计进行测定。AsA含量按照李合生等方法进行测定^[10],1%草酸提取,1%2,6-二

氯酚靛吩(进口分装)反应,二甲苯萃取比色测定。SOD 活力的测定按照 Giannopolits 等的方法进行^[11],以抑制NBT 光化还原 50% 作为一个酶单位。POD 活性和MDA 含量按照张石诚等方法进行测定^[12],并参照赵世杰的方法进行计算^[13]。CAT 活性按照 Chance 等的方法进行测定^[14],以吸收值降低 0.001 为一个活力单位。可溶性蛋白含量按照 Bradford 方法测定^[15],用考马斯亮蓝(G-250,进口分装)染色,以BSA 为标准样品。

各项指标的测定试验均重复 3~ 4 次。

2 实验结果

2.1 矮嵩草膜脂过氧化产物MDA 含量的变化

MDA 是细胞膜脂过氧化的产物,是细胞受自由基伤害的重要指标。由图 1 可见,随着海拔高度上升,矮嵩草细胞的膜脂过氧化产物MDA 呈明显增加趋势。矮嵩草叶片中,以大坂山矮嵩草叶片中含量为最高。随着海拔升高,叶中MDA 含量分别是西宁矮嵩草叶中含量的 2.62 倍、5.06 倍和 6.02 倍。不同海拔之间均表现出极显著的差异($P < 0.01$)。根中MDA 含量变化与叶中的趋势一致,但随海拔升高,变化幅度较平缓且含量较低。大坂山、海北站和大通老爷山矮嵩草根中的MDA 含量分别比西宁的高 1.76 倍、1.90 倍和 1.82 倍。方差分析表明,与西宁相比较,高海拔矮嵩草根中的MDA 含量均达到显著水平($P < 0.01$),但海北站与大坂山矮嵩草根中的差异不明显。说明随着海拔升高,细胞膜脂化加剧,植物细胞在生长初期受到活性氧自由基的严重伤害。

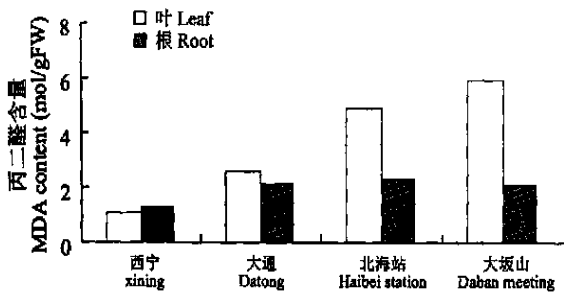


图 1 不同海拔矮嵩草中丙二醛含量的比较
Fig 1 Comparison ofMDA content in *K. humilis* at different altitudes

2.2 细胞中游离 Pro 含量的变化

从图 2 可以看出,在生长季初期,矮嵩草叶中的

游离 Pro 含量,随海拔升高呈明显上升趋势。高海拔矮嵩草叶中的 Pro 含量均高于西宁矮嵩草叶中的含量,以西宁的矮嵩草叶为对照,大通、海北站和大坂山的矮嵩草,其含量增幅分别达 13%、42% 和 265%。其中大坂山生长的矮嵩草与西宁的相比,差异达到极显著($P < 0.01$)。但根中的游离 Pro 含量,则随海拔升高而呈现微弱下降趋势。以大坂山矮嵩草根中的含量为对照,西宁和大通两地的其根中的含量都达到显著水平。可见,高海拔矮嵩草叶中 Pro 含量的大量积累,可能是获取低温适应与抗寒能力的重要的内在物质基础之一。

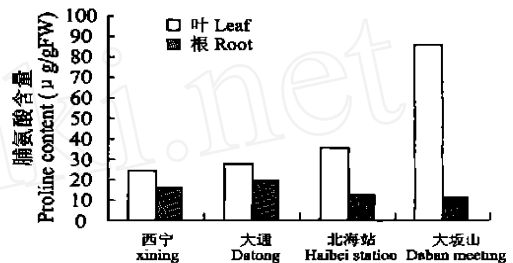


图 2 不同海拔矮嵩草中 Pro 含量的比较
Fig 2 Comparison of proline content in *K. humilis* at different altitudes

2.3 细胞中 AsA 含量的变化

由图 3 可以看出,矮嵩草叶和根组织中的 AsA 含量均随海拔升高而迅速增高,而根中的含量均较同海拔叶中的含量高。以西宁矮嵩草中的 AsA 含量为对照,随海拔升高,其它 3 个海拔矮嵩草叶中的 AsA 含量增幅分别为 103%、120% 和 162%,均较西宁的差异显著($P < 0.01$)。而大通、海北站和大坂山的其根中的 AsA 含量比西宁的分别增加了 57%、72% 和 98%,也达到显著差异水平($P < 0.01$)。叶和根组织中的 AsA 含量变化与海拔高度呈现出一致性。

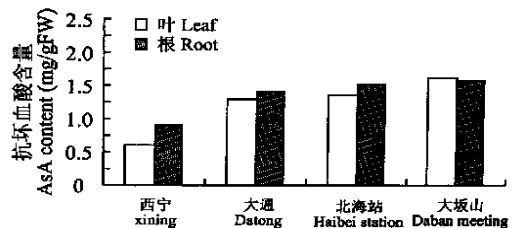


图 3 不同海拔矮嵩草中抗坏血酸含量的比较
Fig 3 Comparison of AsA content in *K. humilis* at different altitudes

2.4 细胞中 CAT 和 POD 活性的变化

如图 4 所示,随着海拔上升,矮嵩草叶中和根中

CAT 活性均显著增强,其叶中 CAT 活性分别较西宁矮嵩草叶中的活性提高了 1.5、4.9 和 4.0 倍,除大坂山与海北站差异并不明显外,其它各海拔之间均呈显著差异($P < 0.01$).且比根中活性变化明显. POD 活性变化随海拔升高具有同样的变化趋势,但不如 CAT 的活性增强明显(图 5).与西宁矮嵩草叶中 POD 活性相比,除大通地区稍低外,其它几个海拔矮嵩草叶中 POD 活性均较西宁矮嵩草高,但差异不明显.根中的 POD 活性随海拔升高而变化显著($P < 0.01$).这一结果与前文的研究结果一致^[7].因此,CAT 和 POD 活性的增强,可能对于保护矮嵩草的细胞膜,对不同生长季节期间植株抗逆能力大小的调节有着重要作用.

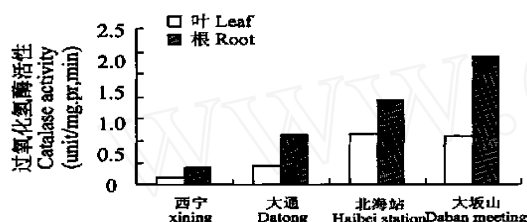


图 4 不同海拔矮嵩草中过氧化氢酶活性比较

Fig 4 Comparison of catalase activity in *K. humilis* at different altitudes

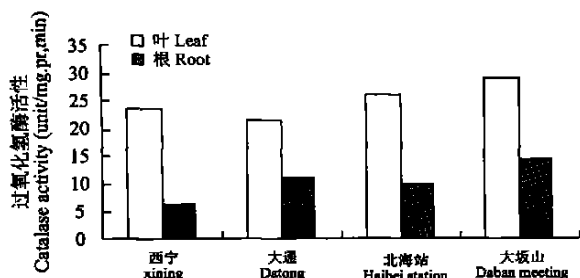


图 5 不同海拔矮嵩草中过氧化物酶活性比较

Fig 5 Comparison of POD activity in *K. humilis* at different altitudes

2.5 细胞中 SOD 活性变化

从图 6 中可以看出,矮嵩草体内 SOD 的活性变化,在各海拔之间差异并不大,随海拔升高,呈现出微弱下降趋势,其中西宁与大坂山矮嵩草中 SOD 活性差异显著($P < 0.01$).大坂山矮嵩草叶中 SOD 活性下降幅度最大,这可能与该地区小生境有关.而根中 SOD 活性,除西宁外,随海拔升高呈现出增高趋势,且大坂山与大通矮嵩草根中 SOD 活性差异显著

($P < 0.05$).

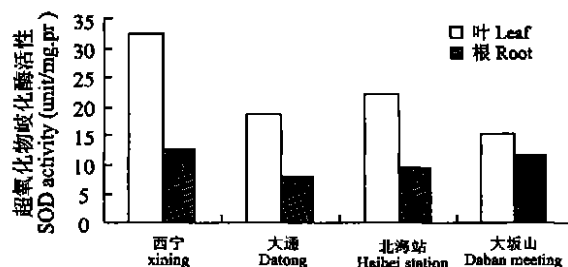


图 6 不同海拔矮嵩草中超氧化物歧化酶活性比较

Fig 6 Comparison of SOD activity in *K. humilis* at different altitudes

2.6 植物细胞中可溶性蛋白质含量的变化

以往研究表明,可溶性蛋白质含量与高山植物的抗寒性具有一定关系^[16],且 UV-B 辐射对植物中蛋白质的合成有影响^[17].由图 7 可以看出,随着海拔的升高,矮嵩草叶中可溶性蛋白质含量增加,且在高海拔的海北站和大坂山地区,其叶组织中的含量均较西宁的增加显著($P < 0.01$).而根中可溶性蛋白质含量较叶中的含量低,且各海拔之间差异不明显,以大通矮嵩草根中的最高.这可能与根中贮藏蛋白水解程度有关.矮嵩草生长初期,可溶性蛋白质的增加不但可以增强植物对低温和强辐射的侵袭,可能也有利于抗氧化系统的正常运转和更新,以及叶绿体蛋白的积累,促使植物进入旺盛的生长时期.

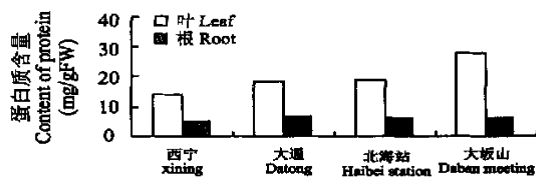


图 7 不同海拔矮嵩草中可溶性蛋白质含量的比较

Fig 7 Comparison of soluble protein in *K. humilis* at different altitudes

3 讨论

青藏高原具有“世界屋脊”之称,具有独特的气候和自然环境.作为适应这种独特气候环境的高山植物之一的矮嵩草,在其生长季,经常遭受低温、强 UV-B 辐射等不良环境因子的胁迫.师生波等^[18]研究表明,海北站地区 UV-B 比西宁地区增加 10%~15%,而随海拔升高,植物受到的高寒低温胁迫也在明显加剧^[9,16].植物在极端低温等环境因子胁迫下,

细胞中的自由基代谢失去平衡,产生过量 $O_2^{\cdot-}$ 、 $\cdot OH$ 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。本研究结果显示,植物体内MDA 含量随海拔的升高而升高,表明随着海拔升高,植物受到的过氧化伤害也在不断加剧。这与高原的极端环境胁迫有着很大关系。在生长初期的7月份,青藏高原地区,臭氧层变薄,紫外辐射增强,并为一年中的最强时期^[20]。且随海拔升高,海北站比西宁的月平均温度低10左右,由于小气候的影响,有时温度相差更大,矮嵩草叶片受到的低温胁迫也更大,这可能是矮嵩草中MDA 随海拔而含量显著增加的根本原因。

植物体内存在着复杂的非酶抗氧化系统与抗氧化酶系统,保持细胞内自由基的代谢平衡,保护膜系统不受伤害。ASA 是非酶活性系统的重要成分之一^[8,17,21],其主要存在于叶绿体中^[22],而叶绿体是细胞中产生 $O_2^{\cdot-}$ 的主要场所。本研究表明,矮嵩草中ASA 随海拔升高而增加,这有利于及时消除细胞中,特别是叶绿体中过量的 $O_2^{\cdot-}$ 及 H_2O_2 ,同时利于Halliw ell-A sada 循环的进行。根中ASA 含量较叶片高,这可能有利于清除低温寒冻引起的自由基。Neelam 等^[23]研究低温度强光照射下完整小麦叶时发现,叶片中ASA 含量随光照时间增加而急剧增加。Wildi 等^[8]在研究高海拔植物时,发现高含量的ASA 在植物自由基的清除方面起着更为重要的作用,这与本试验结果一致。高山植物矮嵩草体内ASA 含量随海拔升高而增加,可能更有利于减轻低温、强UV-B 辐射等胁迫导致的植物体内过量自由基的伤害。

Pro 是植物体内的一种重要的抗逆性小分子物质。一方面可以作为低温渗透调节物质,同时也可维持低温下膜及酶的构象,增加细胞的抗寒性^[24]。Nicholas 等^[25]发现,Pro 能有效清除 $\cdot OH$ 。本研究表明,高山植物矮嵩草体叶内游离Pro 含量随海拔升高而增加,这与Rada 等^[26]在海拔4 200~ 4 500 m 所测定的结果一致。表明矮嵩草叶中Pro 含量的大量积累,可能不仅仅是作为细胞的充足渗透调节

物质,也可能与清除植物体内的自由基有很大关系。

三种抗氧化酶在矮嵩草中的变化具有不一致性。随海拔升高,POD 和CAT 活性明显增强(图5、6),而CAT 活性增加尤为明显。尽管CAT 只存在于细胞质中,但由于 H_2O_2 可以跨膜扩散,因此,二者共同作用,可以消除或减少 H_2O_2 对膜系统的伤害。SOD 被认为是抗氧化系统的中心,可将 $O_2^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 。但随海拔升高,环境胁迫加剧时,SOD 活性变化并未显著升高,而有下降的趋势。可能一种或两种抗氧化酶活性的升高或降低并不一定使植物具有较强的抗氧化能力^[27]。魏捷等^[19]研究表明,随海拔升高叶绿体严重变形,内囊体膜减少,溶解,叶绿体破裂,这与自由基的伤害有关。但高山植物的光合作用等代谢过程,并未明显减弱^[28],这可能与非抗氧化系统与抗氧化酶系统的互补协同作用有关。矮嵩草中ASA 和Pro 等抗氧化剂含量随海拔升高而显著增加,有效清除叶绿体、细胞质中过多的 $O_2^{\cdot-}$ 等活性氧自由基,可以在一定程度上减轻低温寒冻、强UV-B 辐射等逆境因子对细胞造成的过氧化伤害。尽管SOD 活性随海拔升高有降低的趋势,但其它抗氧化酶和非酶抗氧化系统的启动,可以消除或减轻高海拔环境胁迫加剧时的伤害。矮嵩草的生长发育、光合作用等过程仍能得以顺利进行。并在极端环境下,在短暂的生长季里仍能完成生活史,这可能与其体内有效的抗氧化作用机制有关。

本研究也表明,矮嵩草根中的抗氧化系统在开花后期的变化与叶中有所不同。高山植物受到的逆境是多重的,能否忍受低温等环境因子是植物生存的关键。多年生的矮嵩草,根系分布较浅,但非常发达,贮藏着丰富的养分,并以其过冬。抗氧化系统在根中的变化与叶中的差异,可能是高山植物在遗传上形成的适应不同环境的一种基因表达。

综上所述,矮嵩草中高活性的抗氧化酶系统和高含量的非酶抗氧化物质,可能是获得适应青藏高原极端环境胁迫的主要因素之一,这对清除高山植物体内过量的活性氧自由基可能具有更为重要的作用。

参考文献:

- [1] ZHOU RL (周瑞莲), ZHAO HL (赵哈林). Protecting enzyme system of herbage and its functions in the cold growing process in alpine and cold region[J]. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2002, 22 (3): 566- 573. (in Chinese with English abstract).
- [2] XU CH CH (许长成), ZOU Q (邹琦), CHEN B H (程炳蒿). Changes of hydrogen peroxide metabolism in drought stressed soybean leaves and its relation to drought resistance[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 1993, 19: 218- 220. (in Chinese with English abstract).
- [3] YAN B (晏斌), Dai Q J (戴秋杰). Effects of ultraviolet-B radiation on active oxygen metabolism and membrane system of rice leaves[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 1996, 22 (4): 373- 378. (in Chinese with English).
- [4] LONG S P, HUMPHRIES S S. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45: 633- 662.
- [5] KENDALL E J, MCKERSIE B D. Free radical and freezing injury to cell membranes of winter wheat[J]. *Physiologia Plantarum*, 1989, 76: 86- 94.
- [6] MALAN C, GREYLING M GRESSLER J. Correlation between Cu/Zn superoxide dismutase and glutathione reductase, and environmental and xenobiotic stress tolerance in maize inbreds[J]. *Plant Science*, 1990, 69: 157- 166.
- [7] HAN F (韩发), BEN G Y (贲桂英), ZHANG SH Y (张树源), et al. The effect of different altitude on isoperoxidase, isoesterase and its enzyme activities in *Kobresia humilis* leaves[A]. *Alpine Meadow Ecosystem* [C]. Science Press 1995, Fasc 4: 45- 52. (in Chinese with English abstract).
- [8] WILDLING L. Antioxidant compositions of selected high alpine plant species from different altitudes[J]. *Plant Cell Environment* 1996, 19: 138- 146.
- [9] 西北农业大学植物生理生化教研组. 植物生理生化实验指导[M]. 西安: 陕西科技出版社, 1987: 148- 149.
- [10] 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华. 植物生理生化实验技术原理[C]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 248- 250.
- [11] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1977, 59: 315- 318.
- [12] 张石诚, 刘祖琪. 植物抗性生理[C], 北京: 农业出版社, 1994: 369- 382.
- [13] ZHAO S J (赵世杰), XU C C (许长成), ZOU Q (邹琦), MENG Q W (孟庆伟). Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues[J]. *Plant Physiology Communication*. (植物生理学通讯), 1994, 30 (3): 207- 210. (in Chinese).
- [14] CHANCE B, MECHLY A C. A assay of catalase and peroxidase[M]. *Methods Enzymology*, 1955, 2: 755- 764.
- [15] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72: 248- 254.
- [16] HAN F (韩发), BEN G Y (贲桂英), SHI SH B (师生波). Contents of protein, fat and starch of *Kobresia humilis* plants grown at different altitudes in Qing-Tibet Plateau[J]. *Acta Phytocologica Sinica*. (植物生态学报), 1997, 21 (2): 97- 104. (in Chinese with English abstract).
- [17] ZHOU DW (周党卫), HAN F (韩发), TENG ZH H (腾中华), ZHU W Y (朱文琰), SHI SH B (师生波). Advance of plant response and adaptation under enhanced UV-B on plant photosynthesis[J]. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2002, 22 (4): 1004- 1010. (in Chinese with English abstract).
- [18] 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 Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, 23 (6): 529- 535. (in Chinese with English abstract).
- [19] WEIJ (魏婕), YU H (余辉), KUANG T Y (匡廷云), BEN G Y (贲桂英). Ultrastructure of *Polygonum viviparum* L. grown at different elevations on Qinghai Plateau[J]. *Acta Phytocologica Sinica*. (植物生态学报), 2000, 24(3): 304- 307. (in Chinese with English abstract).
- [20] GUO SH (郭松), ZHOU X J (周秀骥), ZHANG X CH (张晓春). Preliminary analysis of measurements on O₃ and UV-B in the atmosphere above Qinghai Plateau[J]. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 1994, 39: 50- 53. (in Chinese).
- [21] JIANG M Y (蒋明义), GUO SH CH (郭绍川). Oxidative stress and antioxidant induced by water deficiency in plants[J]. *Plant Physiology Communication*. (植物生理学通讯), 1996, 32 (2): 144- 150. (in Chinese).
- [22] FOYET C, ROWELL J, WALKER D. Measurement of the ascorbate content spinach leaf protoplasts and chloroplasts during illumination[J]. *Planta*, 1983, 157: 239- 244.
- [23] NEEIAM P M, RANJIT K S, SINGHAL G. Changes in the activities of antioxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors[J]. *Plant Physiology*, 1993, 102: 903- 910.
- [24] ZHOU R L (周瑞莲), CHENG G D (程国栋). Changes in the roots of alpine grasses in relation to late fall, winter and spring freezing tolerance[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, 24 (5): 554- 559. (in Chinese with English abstract).
- [25] NICHOLAS S, QUINTON J C. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes[J]. *Phytochemistry*, 1989, 28 (4): 1057- 1060.
- [26] RADA F, RIANCA N C, et al. Low-temperature resistance in *Polylophus tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world[J]. *Plant Cell and Environment*, 2001, 24: 377- 381.
- [27] Yan CS (阎成仕), Li DQ (李德全), Zhang JH (张建华). Oxidative damage antioxidant responses during drought-induced winter wheat flag leaf senescence[J]. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2000, 20 (4): 568- 576. (in Chinese with English abstract).
- [28] WEIJ (魏婕), YU H (余辉), ZHONG Z P (钟泽璞), KUANG T Y (匡廷云), Ben GY (贲桂英). Comparison of photosynthetic adaptability between *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* on Qinghai Plateau[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2001, 43 (5): 486- 489.