

## 青藏高原三种高寒植物的质膜透性 变化与抗寒性的关系

滕中华, 周党卫, 师生波, 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001)

**摘要:** 对生长在青藏高原高寒地区的典型抗寒植物——矮嵩草、垂穗披碱草和苔草的质膜透性变化进行了研究。在返青期(5月中旬)、草盛中期(7月上旬)、草盛后期(8月中旬)及枯黄期(9月中旬)四个物候期,用电导法测定了几种植物对低温的适应能力以及抗寒性的季节变化特征。结果显示,三种高寒植物的低温半致死温度(LT50)随高原地区气温而改变;三种植物在不同时期的抗寒能力和耐受的低温极限有所不同;三种植物的LT50都较低,其中垂穗披碱草最低,矮嵩草居中,苔草最高。

**关键词:** 细胞膜伤害率; 低温半致死温度; 高寒植物; 抗寒性

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-6311(2001)04-0037-04

**Relations between Membrane Permeability and Cold Resistance of Three Alpine Plants in Qinghai-xizang Plateau.** TENG Zhong-hua, ZHOU Dang-wei, SHI Sheng-bo, HAN Fa (North-west Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China): *Grassland of China*, No. 4, 2001, pp. 37~40, 47.

**Abstract:** The membrane permeability of three alpine plants in Qinghai-xizang plateau were studied. In four phenological phases: green up period, middle period of exuberance, late period of exuberance and withering period, the ability of adaptation to low temperature and seasonal changes of cold resistance were measured by conductivity method. The results showed that the semilethal temperature varies with air temperature; the ability of cold resistance is different during four phenological phases; the semilethal temperature of three alpine plants is low, *Elymus nutans* is lowest, *Kobresia humilis* followed and *Carex* sp. is highest among the three alpine plants.

**Key words:** Membrane injury percentage; Semilethal temperature; Alpine plants; Cold resistance

青藏高原高寒草甸是发展畜牧业的主要物质基础之一。矮嵩草(*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和苔草(*Carex* sp.)是分布在青藏高原海拔3000m以上寒冷地带的中生多年生草本植物,是高寒草甸的优势种和建群植物之一,也是高寒低温地

收稿日期:2000-12-14

基金项目:国家自然科学基金(39770135)和中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金(110981657)资助项目

作者简介:滕中华(1972-),男,重庆潼南人,在读硕士,1996年毕业于四川师范学院。

区抗寒植物的典型代表种。由于生境条件十分严酷,这些植物的生长期很短。在它们的生长期内,经常遭受夜间零下低温和霜冻的侵袭,但高寒植物经过长期自然选择和本身的遗传变异,获得了极强的抗低温能力,所以这些植物仍能顽强地生存、适应和繁衍。因此,认识该地区特殊环境条件下高寒植物的抗寒特性及其生理生态特征,对于高寒牧草的改良驯化和畜牧业的可持续发展具有重要的理论和实践意义。目前,普遍认为植物对低温逆境的适应主要在细胞膜<sup>[1]</sup>,细胞膜的结构和稳定是植物抗寒性的关键<sup>[2]</sup>。植物在遭到寒害时,细胞质膜的结构受到不同程度的破坏,膜的透性增加,细胞内部分电解质外渗,膜结构破坏的程度与植物抗寒性有关。因此,植物组织相对电解质外渗率可反映其受害情况。Rajeshkevar<sup>[3]</sup>把低温对植物细胞膜伤害过程用 Logistic 曲线表示,将曲线的拐点作为低温半致死温度(LT50)。朱根海<sup>[4]</sup>等将这一方法改进为消除本底影响的细胞膜伤害率,并证明LT50能准确地反映植物的抗寒力。本文研究了青藏高原特殊自然生长条件下矮嵩草、垂穗披碱草和苔草在返青期、草盛中期、草盛后期和枯黄期叶片质膜透性的变化与低温半致死温度的关系,以探讨高寒植物在生长期对长期高寒低温胁迫的适应机理。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区自然概况

试验区设在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(简称海北站),地处青藏高原东北隅、祁连山段冷龙岭南麓,北纬 37°29' ~ 37°45',东经 101°12' ~ 101°33',海拔 3200m。年平均气温为 -1.7℃,气温日较差大,寒潮和冷空气侵入频繁,霜冻严重,全年无绝对无霜期。由于海拔高、气温低,该地区生长的植物生长期只有 130d 左右。

### 1.2 供试材料

以分布在海北站地区的植物矮嵩草、垂穗披碱草和苔草为材料,这三种植物是该地区植物群落的主要优势种,具有丰富的营养价值和高寒植物独特的生理生态特性<sup>[5]</sup>。从 2000 年 5 ~ 9 月,定期采集上述材料,立即测定其抗寒性。

### 1.3 低温半致死温度的测定

按刘祖祺等 1994 年方法<sup>[6]</sup>,用碎冰与食盐在冰瓶中混合调节,得到从 0 到 -21℃、以 3℃为间隔的 7 个温度梯度,并保持各冰瓶内温度稳定(4h 内变化在 1℃内)。早上 8:30 ~ 9:30 在试验区内采样,立即带回实验室。各新鲜材料经自来水、蒸馏水和去离子水各冲洗三遍,用滤纸吸去材料表面水分,把材料剪成 0.5cm 的小段,分别称取 0.2g 三份,置于试管中,然后将试管插入冰瓶,在不同低温下处理 3h 后取出,解冻,加入 5ml 去离子水,室温下静置 5h 后用 DDS-11A 型电导率仪测定电导率 Rt 值,然后在沸水中加热 15min,冷却至室温后再测定电导率 K 值。以未经低温处理的材料测得的电导率 C 值作为本底,用所测得的电导率按公式计算出细胞膜伤害率(MIP): $MIP(\%) = (R_t - C) / (K - C) \times 100$ 。将处理温度和 MIP 用 SPSS 软件进行非线性回归,按照 Logistic 方程  $Y = K / (1 + e^{a - bx})$  拟合,求出曲线出现拐点时温度,以此作为该试验材料组织的低温半致死温度(LT50)。

## 2 结果与分析

### 2.1 海北站 2000 年 5 ~ 9 月的气温变化

在海北站地区,牧草返青期气温日较差很大(图 1),草盛期(7 月和 8 月)气温相对较高。在返青期(5 月中旬)气温最低,旬平均最低气温为 -3.9℃。随着季节变化,牧草枯黄期(9 月中旬)后最高和最低气温随之降低。

表 1 三种植物低温处理的细胞膜伤害率的非线性回归方程

Table 1 Nonlinear regression equation of MIP of three plants after low temperature handling

植物 species	物候期 phenophase	日最低温 (°C) daily lowest temperature	处理温度 (°C)							Logistic 方程 Logistic equation	拟合度 (R <sup>2</sup> ) fitness (R <sup>2</sup> )	LT50 (°C)	
			0	-3	-6	-9	-12	-15	-18				-21
矮嵩草	返青期	-6.6		1.18	3.27	3.68	32.64	50.73	54.69	57.31	$Y=57.94/(1+e^{4.45-0.41x})$	0.98391	-10.79
	草盛中期	-1.9	0.71	3.05	18.90	47.29	62.61	74.13	75.57	$Y=75.33/(1+e^{4.13-0.51x})$	0.99682	-8.17	
	草盛后期	-0.8	0.29	2.35	10.38	63.00	69.70	73.13	79.29	$Y=74.31/(1+e^{8.67-1.15x})$	0.99394	-7.55	
	枯黄期	-6.3	1.41	1.85	13.58	31.72	50.67	61.45	69.78	$Y=70.61/(1+e^{3.90-0.40x})$	0.99708	-9.65	
垂穗披碱草	返青期	-6.6		1.77	7.53	20.76	36.70	64.67	73.25	74.14	$Y=77.73/(1+e^{4.88-0.41x})$	0.99384	-11.78
	草盛中期	-1.9	0.64	1.30	7.43	44.70	71.95	75.69	79.32	$Y=77.51/(1+e^{7.00-0.81x})$	0.99910	-8.65	
	草盛后期	-0.8	0.20	3.06	7.89	50.81	72.37	74.90	77.11	$Y=75.71/(1+e^{7.55-0.92x})$	0.99871	-8.24	
	枯黄期	-6.3	0.71	1.10	4.86	18.69	50.09	72.39	70.02	$Y=73.25/(1+e^{6.84-0.64x})$	0.99639	-10.68	
苔草	返青期	-6.6		0.47	3.45	22.67	36.90	44.19	49.96	52.09	$Y=50.45/(1+e^{4.89-0.50x})$	0.98962	-9.86
	草盛中期	-1.9	0.76	0.93	4.93	46.91	64.16	65.18	69.17	$Y=66.80/(1+e^{9.00-1.09x})$	0.99837	-8.23	
	草盛后期	-0.8	0.43	3.45	6.38	50.97	67.62	70.30	76.41	$Y=72.17/(1+e^{8.15-1.00x})$	0.99432	-8.17	
	枯黄期	-6.3	0.62	1.60	8.08	24.91	58.38	53.81	62.89	$Y=60.20/(1+e^{7.36-0.80x})$	0.98262	-9.24	

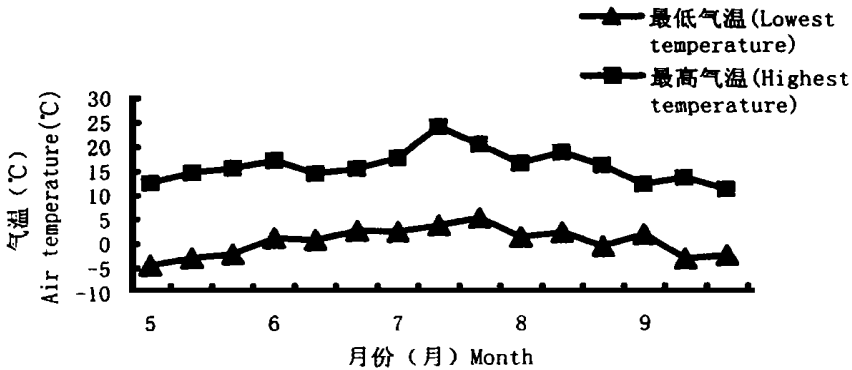


图 1 海北站 2000 年 5~9 月最高温和最低温

Fig. 1 The highest and lowest temperature from May to September at Haibei research station in 2000

## 2.2 低温半致死温度的变化及与最低气温的关系

对三种植物不同物候期叶片的细胞膜伤害率与处理温度进行非线性回归分析,用 Logistic 方程拟合,分别得到不同时期的方程(表 1),R<sup>2</sup> 均较高,表明方程拟合度较好。

在青藏高原地区,三种高寒植物的 LT50 在四个物候期阶段的变化趋势是一致的,表现了 LT50 随季节变化而变化和趋于低温的特征(图 2)。其中,在返青期三种植

物的 LT50 表现最低;在草盛中期 LT50 迅速升高;在草盛后期三种植物的 LT50 都上升到最高值。在这个阶段,垂穗披碱草的 LT50 增幅最大(3.54),矮嵩草稍低(3.25),苔草变化最小(1.69)。到枯黄期,三种植物的 LT50 急剧下降,垂穗披碱草下降最大(3.14),矮嵩草居中(2.08),苔草最小(1.08)。三种高寒植物的 LT50 变化最大幅度都出现在返青期和草盛后期。

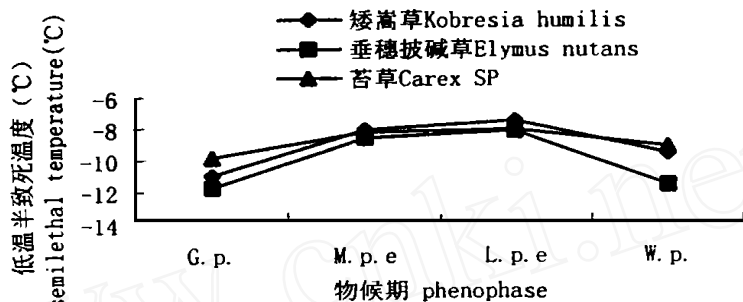


图2 三种高寒植物抗寒性比较

Fig. 2 Comparison of cold resistance among three alpine plants

G. p. : 返青期 Green up period; M. p. e: 草盛中期 Middle period of exuberance;  
L. p. e: 草盛后期 Late period of exuberance; W. p. : 枯黄期 Withering period

通过与图1比较可以看出,三种植物的LT50与最低气温的变化趋势是一致的。通过对LT50与日最低气温的相关分析发现(表2),两者的相关性达到了显著或极显著水平。

表2 日最低温与叶片低温半致死温度的相关分析

Table 2 Correlation analysis between daily lowest temperature and LT50

日期 date	日最低温( ) daily lowest temperature	低温半致死温度( ) semilathal temperature( )		
		矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	苔草 <i>Carex sp.</i>
5.19	-6.6	-10.79	-11.78	-9.85
7.9	-1.9	-8.17	-8.65	-8.32
8.18	-0.8	-7.55	-8.24	-8.16
9.19	-6.3	-9.63	-11.65	-9.24
相关系数(r)		0.958 *	0.998 **	0.960 *

注: \* 显著相关; \*\* 极显著相关。

### 3 讨论

#### 3.1 高寒植物抗寒性特征

高寒地区生长的植物,在整个生育期内经常遭受零下低温和霜冻的侵袭。海北站

2000年的气温记录表明,即使在全年气温最高的7~8月间(草盛期)也经常出现夜间零下低温(两个月中共有23d)和早霜。这种严寒多变的气候,造就了高寒植物极强的抗寒力,在形态和生理上表现为植株矮小、莲座状、植物体被毛或具厚角质层、根系较浅而平展;随胁迫加剧,体内蛋白质、脂肪和碳水化合物大量积累<sup>[5,7]</sup>。本次试验测定的三种高寒植物,在草盛中后期气温相对较高时它们的抗寒力弱,在返青期和枯黄期气温低时抗寒力强;LT50与日最低温的相关性分别达到显著和极显著水平,说明三种高寒植物的抗寒力具有随环境温度的变化而改变的特征,这与红树林、椴子等低海拔植物的抗寒性变化规律是一致的<sup>[2,8]</sup>。

#### 3.2 高寒植物抗寒性差异

三种高寒植物的LT50最低值出现在返青期,枯黄期稍高;LT50最高值都出现在草盛后期,说明返青期和枯黄期是植物抗寒力最强时期;而草盛后期是植物抗寒力最弱时期。从三种高寒植物的LT50大小看,垂穗披碱草在四个时期都比矮嵩草和苔草低,矮嵩草在抗寒力最强的返青期和枯黄期LT50

(下转第47页)

- Management [C]. West view Press/Boulder and London. 1984. 927 ~ 984.
- [ 7 ] Dakhah M, G F Gifford. Influence of vegetation, rock cover and trampling on infiltration rates and sediment production [J]. water Resource Bull. 1980, 16: 979 ~ 986.
- [ 8 ] Frissel MJ. Cycling of mineral nutrients in agricultural ecosystems [J]. Agro-Ecosystems, 1977, 4: 1 ~ 254.
- [ 9 ] Greenwood P B, D A. Macleod, K J. Hutchinson Long-term stocking rate effects on soil physical properties [J]. Australian. J. of Experimental Agriculture. 1997, 37: 413 ~ 419.
- [10] Hammond A L. (张崇贤译). 世界资源报告(1992 ~ 1993) [M]. 北京:中国环境科学出版社,1993. 146 ~ 152.
- [11] Høglund J H. Grazing intensity and soil nitrogen accumulation [J]. Proceedings of the New Zealand Grassland Association, 1985, 46: 65 ~ 69.

## (上接第 36 页)

- [2] Hampton J G, P D Hebblethwaite. The effect of fungicide application on seed yield in perennial ryegrass cv. S24 [J]. Ann. Appl. Biol. 1984, 104: 231 ~ 239.
- [3] Heide Loa M. Flowering requirements in *Bromus inermis*, a short-long day plant [J]. Physiol. Plant. 1984, 62: 59 ~ 64.
- [4] Hebblethwaite P D, J G Hampton, G R Batts, S Barrett. The effect of time of application of the growth retardant Flurprimidol (EL500) on seed yield and yield components in *Lolium perenne* L. [J]. Journal of applied seed production, 1985, 3: 15 ~ 18.
- [5] Marten G C, Donker J D. determinants of pasture value of *Phalaris arundinacea* L. Vs. *Bromus inermis* Leyss [J]. Agron. J. 1968, 60: 703 ~ 705.
- [6] Trygve Sveen Aamlid. Do low, non-freezing night temperatures during anthesis affect seed set in *Bromus inermis* Leyss. and *Poa pratensis* L. ? [J]. Journal of applied seed production, 1995, 13: 1 ~ 9.
- [7] Vogel K P, Moore K J, Lowell E Moser. Bromegrasses [A]. Moser L E, Buxton D R, Casler M D. Cool-season forage grasses [C]. Madison, Wisconsin USA: 1996. 535 ~ 568.
- [8] W C Young, D O Chilcote, W Youngberg. Seed yield response of Perennial ryegrass to spring applied nitrogen at different rates of paclobytrazol [J]. 1995, 13: 10 ~ 15.

## (上接第 40 页)

比苔草低;三种植物的 L T50 在返青期和枯黄期变化幅度(上升与下降)大小顺序是:垂穗披碱草 > 矮嵩草 > 苔草。可见,垂穗披碱草抗寒力强于矮嵩草,矮嵩草则强于苔草。由此表明,在青藏高原高寒低温地区,尽管植物都具有很强的抗寒能力,但在抗寒性的生理生化基础方面仍存在差异,这可能与它们适应与进化的遗传差异有关。

## 参考文献:

- [1] 余叔文,汤章诚. 植物生理和分子生物学[M]. 第 2 版. 北京:科学出版社,1998. 721 ~ 738.
- [2] 严寒静,谈锋. 自然降温过程中柃子叶片膜保护系统的变化与低温半致死温度的关系[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 91 ~ 95.
- [3] Rajashekar 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.
- [4] 朱根海. 应用 Logistic 方程确定植物组织低温半致死温度的研究[J]. 南京农业大学学报, 1986, (3): 11 ~ 16.
- [5] 周兴民,李建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被及其地理分布的规律[A]. 高寒草甸生态系统(第 1 集)[C]. 北京:科学出版社,1982. 9 ~ 18.
- [6] 刘祖祺,张石诚. 植物抗性生理学[M]. 第 1 版. 北京:中国农业出版社,1994. 382 ~ 383.
- [7] 韩发,贲桂英,师生波. 青藏高原不同海拔矮嵩草蛋白质、脂肪和淀粉含量的变异[J]. 植物生态学报, 1997, 21(2): 97 ~ 104.
- [8] 杨盛昌,林鹏. 潮滩红树植物抗低温适应的生态学研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(1): 60 ~ 67.