

# 不同海拔长白山岳桦的生理变化

吴栋栋<sup>1</sup>, 周永斌<sup>1,\*</sup>, 于大炮<sup>2</sup>, 戴冠华<sup>3</sup>

(1. 沈阳农业大学林学院, 沈阳 110161; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016;

3. 中国科学院长白山森林生态系统定位研究站, 二道白河 133613)

**摘要:**通过分析长白山国家级自然保护区内不同海拔(A1: 1700 m, A2: 1800 m, A3: 1900 m, A4: 2000 m, A5: 2050 m)梯度岳桦叶片中各种生理指标含量的变化,探讨了林线树木适应高山环境的生理机制。结果表明:随着海拔的升高,比叶面积(SLA)显著减小,A5与A1相比下降了35.90%,差异达到显著水平;叶绿素含量随海拔梯度升高而降低,但叶绿素a/b比值(Chla/Chlb)和Car的相对含量(Car/Chl)随海拔梯度升高而增加;在海拔1900 m左右,MDA含量和MP均处于最低水平,各种酶的活性均为最低;当海拔超过2000 m,接近森林分布的界限时,MDA含量和MP升高,并达到最大值,各种酶的活性都出现了一定程度的下降。综合本次研究表明,在海拔1900 m比较适合岳桦的生长;海拔超过2000 m,岳桦体内生理抗性下降,不利于岳桦的生长发育,因此高海拔限制了岳桦的分布。

**关键词:**岳桦;海拔;比叶面积;抗氧化系统;生理生态

文章编号:1000-0933(2009)05-2279-07 中图分类号:Q945,Q948 文献标识码:A

## Physiological response of *Betula ermanii* at different altitudes in Changbai Mountain

WU Dong-Dong<sup>1</sup>, ZHOU Yong-Bin<sup>1,\*</sup>, YU Da-Pao<sup>2</sup>, DAI Guan-Hua<sup>3</sup>

<sup>1</sup> College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

<sup>2</sup> Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

<sup>3</sup> China Research Station of Changbai Mountain Forest Ecosystems, Chinese Academy of Sciences, Erdaobaihe 133613, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2279 ~ 2285.

**Abstract:** To study the physiological mechanisms in environment adaptation of *Betula ermanii* in treeline of Changbai Mountain, a National Nature Reserve of China, the specific leaf area (SLA), content of Chl(a + b), malondialdehyde (MDA) and the membrane permeability (MP), and the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), and ascorbate peroxidase (APX) in leaves of *B. ermanii* from different altitudes (A1: 1700 m, A2: 1800 m, A3: 1900 m, A4: 2000 m and A5: 2050 m) were investigated. The results showed that SLA decreased conspicuously with increasing altitude, compared with that in A1, it decreased significantly 35.90% in A5; Chl(a + b) reduced with increasing altitude, however Chla/Chlb and Car/Chl increased with elevation; At 1900 m, the content of MDA and MP reached minimum values, as well as the activity of SOD, POD, CAT and APX in *B. ermanii* leaves, when the altitude near the upper limit of forest vertical distribution, the content of MDA and MP increased and reached maximum values, but the activity of SOD, POD, CAT and APX reduced in some degree. In general, 1900 m is the best for the growth of *B. ermanii*; while above 2000 m, the physical resistance of *B. ermanii* declined, which is not conducive to the growth and development. Therefore, a higher elevation may limit its distribution.

**Key Words:** *Betula ermanii*; altitude; SLA; antioxidative system; ecophysiological

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40601102)

收稿日期:2008-08-22; 修订日期:2008-11-24

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yyzyb@163.com

海拔是影响植物生长发育、物质代谢、结构和功能等重要的生态因素之一<sup>[1,2]</sup>。高海拔限制森林的分布,从而形成各种森林分布的界限,即高山林线(alpine timberline)<sup>[3]</sup>。海拔对植物分布的限制归结于高海拔的自然环境因子,随海拔的上升,平均气温下降、大气压及 CO<sub>2</sub>分压降低、辐射增加等<sup>[4]</sup>,这些因素对叶片的形态和生理有重要的影响<sup>[5]</sup>。生长于高海拔地区的植物在长期适应与进化过程中,体内形成了一整套受遗传性制约的生理适应机制,以抵御不利环境引起的伤害,保证植物的正常生长<sup>[6~8]</sup>。研究表明,低温、强辐射等可以诱导植物体内抗氧化能力的提高,包括低分子量抗氧化物质(主要有 ASA、GSH 等)含量的提高和抗氧化酶(如 SOD、POD、CAT 等)活性的增强,用以抵御和清除活性氧,防止膜脂过氧化,保护细胞免受损伤<sup>[9]</sup>。目前国内有关高海拔地区植物的适应性研究主要集中在光合特性<sup>[10]</sup>、遗传多样性<sup>[11]</sup>及叶片解剖特征和细胞亚显微结构<sup>[12,13]</sup>等方面,对高山林木尤其是林线树木在海拔梯度上生理生态变化的了解较少<sup>[6,14,15]</sup>。因此,研究林线植物对不同海拔环境的生理生态响应和适应,对于揭示林线植物的适生环境,探讨限制林线植物在高海拔分布的原因具有重要的意义。

长白山森林生态系统是东亚地区最具代表性的森林生态系统,也是我国北方地区保存完好的森林生态系统。岳桦(*Betula ermanii*)林是该地区典型的林线植被,对这一森林生态系统进行生理生态研究具有较为重要的科学意义。有关海拔对长白山林线树种岳桦生理生态影响的研究未见报道。本文以生长于吉林省长白山国家级自然保护区内的岳桦天然林为试验材料,通过比较分析不同海拔梯度上岳桦叶片比叶面积、光合色素含量、膜脂过氧化及抗氧化酶活性的变化规律,探讨其适生的高山环境及其适应的生理机制。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 自然概况

研究区位于长白山北坡长白山自然保护区内,山麓海拔为 700 m,山顶为 2691 m。巨大的海拔差异导致了水热条件的不同,从而形成了不同的森林群落类型,呈现出明显的山地垂直分布带谱。在海拔 1400~2100 m 均有零星分布的岳桦树,成林主要集中在 1700~2000 m。1700 m 为岳桦和云冷杉林带的交错带,交错带以上形成东亚地区保存最为完整的岳桦林带,几乎为纯林,郁闭度在 0.4~0.6,平均树高为 7~12 m,平均胸径可达 18~30 cm。岳桦林带的分布上限为海拔 2000 m,是岳桦林在我国东北北部分布的最高限。海拔高于 2000 m,由于风、雪等因素的影响,岳桦以斑块状镶嵌分布于高山苔原带,并逐渐向上扩展。其气候特点为冬季寒冷而多风,7 月平均温度为 11~13℃,夏季多雨而湿润,年降水量为 1000~1100 mm,无霜期为 65~70 d,风大,积雪时间长<sup>[16]</sup>。不适于很多树种生长,使得岳桦林形成优势,乔木除落叶松有少量分布外,很少有其它种类<sup>[17]</sup>。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 野外取样

根据长白山国家级自然保护区岳桦分布的特征,于 2008 年 7 月下旬选取岳桦树分布较多且连续的样线(位于长白山北坡,岳桦在该坡分布的生境条件较为相似)进行采样。设置 5 个采样点: A1(1700 m), A2(1800 m), A3(1900 m), A4(2000 m), A5(2050 m),每个采样点选取若干( $n \geq 5$ )株长势相当、无病虫害、成熟的中树(树高 5~12 m,胸径 7~12 cm),分别采集其叶片。采样时间为 9:30~11:30。取样时在树冠下部东、南、西、北 4 个方向采摘一年生枝上的成熟叶片,各个方位上取等量叶片,混匀。样品统一编号,冰箱分装后马上送实验室进行各项生理指标的测定,每一指标重复 3 次。

#### 1.2.2 实验方法

叶面积采用激光叶面积仪(CI-203)测定,比叶面积 = 叶面积/干重;光合色素含量的测定采用吴兵等<sup>[7]</sup>的方法;丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法,单位  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ <sup>[18]</sup>;叶片质膜透性(MP)用 DDS-11A 型电导仪测定,用相对渗透率(%)表示<sup>[19]</sup>;SOD 活性以抑制 NBT 光化还原 50% 作为一个酶单位(U),用  $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$  表示<sup>[18]</sup>;过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法,用  $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \text{protein}$  表示<sup>[18]</sup>;CAT 活性测定采用高锰酸钾滴定法,以 1 min 酶解 1 mg H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 为一个活力单位表示,用  $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$  表示<sup>[18]</sup>;抗

坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性测定每分钟内  $OD_{290}$  变化值, 用  $\Delta A_{290} \cdot \min^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$  表示<sup>[20]</sup>; 蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法<sup>[18]</sup>。

### 1.2.3 数据分析方法

数据均以平均值  $\pm$  标准差 ( $n=3$ ) 形式给出, 采用 One-way ANOVA 方差分析, 并用 LSD 法对各参数平均数进行显著性检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同海拔高度岳桦叶片比叶面积 (SLA) 的变化

不同海拔岳桦比叶面积 (SLA) 的变化如图 1 所示。随着海拔的升高, SLA 呈降低的趋势, 其含量在 A5 达到最低水平, 与最大值 A1 相比下降了 35.9%, 经检验差异达到显著水平 ( $p < 0.05$ )。

### 2.2 不同海拔高度岳桦光合色素含量的变化

叶绿素是植物光合复合体的重要组分, 在光合作用中参与光能的吸收、传递和转化。叶绿素含量的多少反映植物光合作用的强弱。由表 1 可以看到, 生长于不同海拔的岳桦叶片, 其叶绿素含量有着明显差别。随着海拔的升高, 叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 以及总叶绿素含量 (Chl (a + b)) 均呈现出下降的趋势, 其含量均在 A5 达到最低水平, 与 A1 相比分别下降了 15.03%、24.55% 和 17.23%, 经检验均已达到显著水平 ( $p < 0.05$ )。叶绿素含量的下降, 可能有利于减少叶片对光的吸收, 使植物免受强辐射的损伤。其中 Chlb 降低的

幅度大于 Chla, 因此 Chla/Chlb 的比值随海拔升高而增加, 提高了 Chla 在叶绿素总量中的比重。类胡萝卜素 (Car) 的含量随海拔变化差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 但 Car/Chl 的比值却呈上升趋势, 即 Car 的相对含量增加。

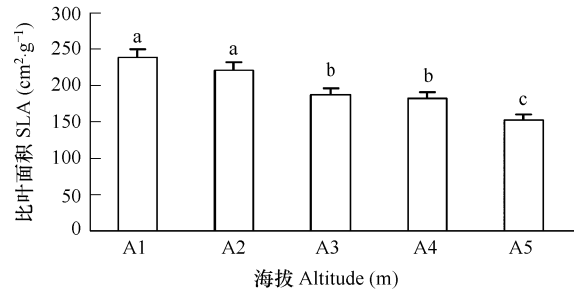


图 1 岳桦叶比叶面积 (SLA) 随海拔梯度的变化

Fig. 1 Specific leaf area (SLA) of *Betula ermanii* grown at different altitudes

图中各海拔间标有不同英文字母表明两者的差异显著水平 ( $p < 0.05$ ) Different letters on the same index indicate significantly difference at  $p < 0.05$  level respectively. A1、A2、A3、A4、A5: 海拔高度分别为 1700、1800、1900、2000 和 2050 m Denotes altitude 1700, 1800, 1900, 2000 and 2050 m. 下同 The same below

表 1 岳桦叶绿素和类胡萝卜素含量随海拔梯度的变化

Table 1 Chlorophyll and carotenoid contents of *Betula ermanii* grown at different altitudes

采样地点 Sampling place	叶绿素 a 含量 Chla content ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	叶绿素 b 含量 Chlb content ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	叶绿素含量 Chl content ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	类胡萝卜素含量 Car content ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	Chla/Chlb	Car/Chl
A1	$2.06 \pm 0.15$ a	$0.62 \pm 0.05$ a	$2.68 \pm 0.20$ a	$0.48 \pm 0.02$ a	$3.33 \pm 0.06$ b	$0.180 \pm 0.01$ c
A2	$1.79 \pm 0.13$ b	$0.56 \pm 0.05$ ab	$2.35 \pm 0.18$ b	$0.46 \pm 0.02$ a	$3.21 \pm 0.05$ c	$0.195 \pm 0.01$ b
A3	$1.86 \pm 0.10$ ab	$0.56 \pm 0.03$ ab	$2.42 \pm 0.14$ ab	$0.47 \pm 0.03$ a	$3.34 \pm 0.04$ b	$0.196 \pm 0.01$ b
A4	$1.75 \pm 0.01$ b	$0.51 \pm 0.00$ b	$2.26 \pm 0.01$ bc	$0.49 \pm 0.01$ a	$3.43 \pm 0.02$ b	$0.215 \pm 0.00$ a
A5	$1.75 \pm 0.04$ b	$0.47 \pm 0.01$ b	$2.22 \pm 0.05$ c	$0.46 \pm 0.09$ a	$3.75 \pm 0.08$ a	$0.206 \pm 0.00$ ab

### 2.3 不同海拔高度岳桦叶片丙二醛 (MDA) 含量和质膜透性 (MP) 的变化

从图 2 可见, 随着海拔的升高, MDA 的含量大致呈升高趋势, 在 A5 处最高, 与最低处 A3 相比增加了 45.97%, 差异达到显著水平 ( $p < 0.05$ ), 此外, A1 与 A3、A4 与 A5 差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 这说明高海拔膜脂过氧化强烈, 环境对岳桦叶片的细胞膜造成了一定的伤害。从图 2 还可以看出, MP 的变化趋势与 MDA 大体相同, A4、A5 与 A2、A3 差异显著 ( $p < 0.05$ ), 以 A5 时最高, 与最低处 A3 相比, 上升了 19.42%, 差异达到显著水平 ( $p < 0.05$ )。上述二项指标表明, 岳桦在 A3 处受胁迫最小, 当海拔超过 A4 时, 生境使岳桦的生长处于严重的胁迫状态, 不利于岳桦的生长。

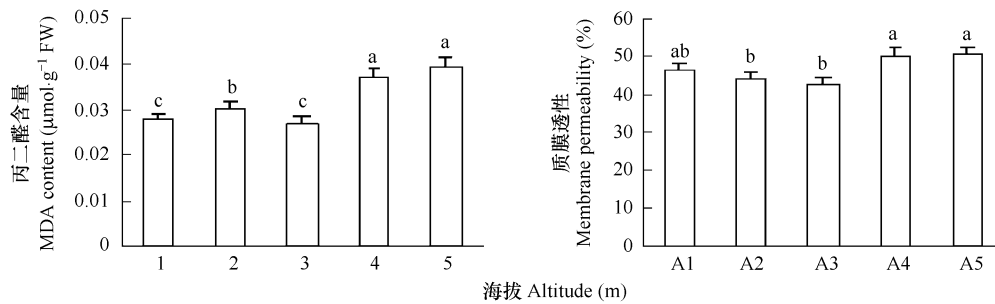


图2 岳桦叶丙二醛(MDA)和质膜透性(MP)随海拔梯度的变化

Fig. 2 Content of MDA and membrane permeability in leaves of *Betula ermanii* grown at different altitudes

### 3.4 不同海拔高度岳桦叶片抗氧化酶活性的变化

SOD、POD、CAT、APX 都是植物体内重要的抗氧化酶,能清除过量的  $O_2^{\cdot-}$ 、 $\cdot OH$  等自由基。从图3可以看出,随着海拔的升高,岳桦叶片中4种抗氧化酶活性的变化趋势基本一致,各种酶的活性都呈现先降低,再升高,最后再降低的趋势,最小值基本上都出现在A3处(APX在A1处活性最低,但与A3相比,差异并不显著( $p > 0.05$ )),最大值都出现在A4处,两者相比,前者较后者分别低30.75%、50.39%、44.72%和40.88%,差异均达到显著水平( $p < 0.05$ ),表明A3处对岳桦的生长较为有利,因而这些抗氧化酶处于较低水平。当海拔超过A4时,各种酶的活性都呈现降低趋势,与A4处相比,分别下降13.17%、33.78%、5.59%和26.92%,其中SOD和POD的降幅达到显著水平。

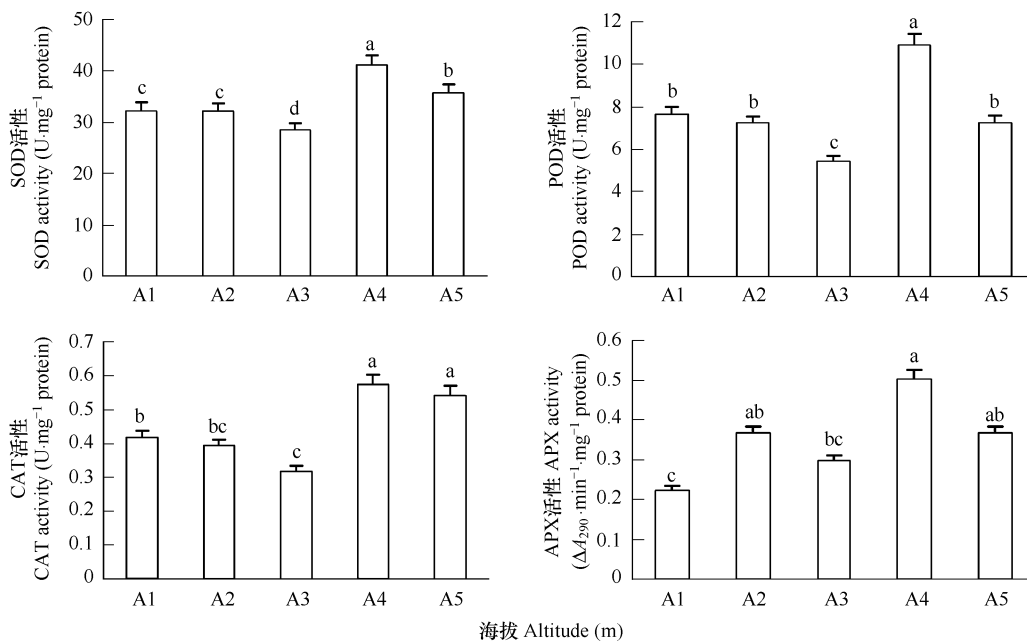


图3 岳桦叶 SOD、POD、CAT、APX 酶活性随海拔梯度的变化

Fig. 3 Activities of SOD、POD、CAT and APX in leaves of *Betula ermanii* grown at different altitudes

## 4 讨论

分布于高海拔地区的岳桦,长期适应低温、强辐射的不利环境,可能形成复杂的生理生态对策,并呈现相应的变化,以保障其正常的生长发育。

比叶面积(specific leaf area, SLA)是植物叶片的重要性状之一,由于其与植物的生长和生存对策有紧密的联系,能反映植物对不同生境的适应特征,因而其成为植物比较生态学研究中的首选指标<sup>[21~23]</sup>。已有的研

究表明,SLA 可以反映植物获取资源的能力,高 SLA 的植物保持体内营养的能力较强<sup>[24-26]</sup>,具有较高的生产力<sup>[22,26-28]</sup>。所以,高 SLA 的植物能很好的适应资源丰富环境,相反 SLA 低的植物能很好的适应贫瘠恶劣的环境。高海拔生境恶劣,可供植物利用的资源相对较少,生长于此环境中的岳桦 SLA 值相应地应该较低,这样有利于岳桦对高海拔生境的适应。本研究显示,岳桦的 SLA 随海拔上升而减小,海拔越高,SLA 越小,这一结果与预想的结果一致,可见是岳桦适应环境的结果。

叶绿素是主要的吸收光能物质,直接影响植物的光合作用。有研究<sup>[15,29]</sup>显示,随着海拔的升高,叶绿素 Chl(a+b)含量降低,但叶绿素 a 与叶绿素 b 比值(Chla/b)升高。本研究结果也证实了这一点。岳桦叶内 Chl(a+b)含量随海拔升高而降低,其中 Chlb 的降幅大于 Chla,所以 Chla/b 呈上升趋势,这可能与高海拔地区的低温和强辐射有关。在低温下 Chlb 的降解速度比 Chla 快<sup>[30]</sup>,而且强辐射下,植物叶绿素含量会降低<sup>[31]</sup>,以减少叶片对光的吸收,使植物免受强辐射损伤。类胡萝卜素(Car)是叶绿体中一类非常重要的辅助色素,可以捕获光能,传递给 Chla,用于光合作用。何涛等<sup>[10]</sup>对火绒草的研究表明,Car 含量随着海拔的上升呈下降趋势,但 Car/Chl 的比值却呈上升趋势。也有研究表明<sup>[8]</sup>,Car 含量随海拔上升而升高。此外,有资料显示,Car 在植物体内具有抑制和清除活性氧的功能<sup>[32]</sup>,Car/Chl 值的高低与植物忍受逆境的能力密切相关<sup>[33]</sup>。本研究结果表明,随着海拔的升高 Car 含量变化不显著,但 Car/Chl 值升高。由此可见,岳桦叶内 Chl(a+b)降低和 Chla/b、Car/Chl 升高,是对高海拔地区低温、强辐射的一种适应。

通常丙二醛(MDA)和质膜透性(MP)这两个指标被用来作为脂质过氧化指标,表示细胞膜脂过氧化程度和对逆境条件反应的强弱<sup>[38]</sup>。当植物处于各种逆境下,不可避免地自由基的产生与消除就会遭到破坏,通过 Haber-Weiss 反应积累大量的活性和毒性极高的 $\cdot\text{OH}$ 侵害细胞内的大部分生物大分子<sup>[39]</sup>。这种积累的自由基将会引发膜脂发生过氧化,造成细胞膜系统伤害。MDA 积累的多,说明超氧阴离子与羟自由基可能是高水平的。同样,细胞膜透性的增大,意味着其受到伤害越大。本研究中,MDA 含量和 MP 分别在中海拔 A3 处达到最低水平,而在高海拔 A5 处则最大。从细胞膜稳定性角度来看,这说明岳桦在海拔 1900 m 左右的生境有较好的适应性,受到的伤害较小,有利于其生长,而在海拔高于 2000 m 的地方则不利于其生长。

逆境能引起植物体内活性氧代谢紊乱,严重时造成细胞死亡<sup>[34]</sup>。相应地植物体内也形成复杂的抗氧化系统,保护植物免受活性氧伤害<sup>[35-37]</sup>。活性氧的清除涉及一系列细胞代谢和酶促反应过程,由非酶保护系统和酶保护系统的成员协同作用使细胞内的活性氧维持在较低水平,确保植物正常生长和代谢<sup>[40]</sup>。Wildi 等<sup>[7]</sup>认为,植物体内保护性物质对海拔升高的响应有着各自不同的模式。本研究中,岳桦针叶内 4 种酶活性的变化规律基本一致,较低海拔(A1~A2)处,酶活性处于较高水平,可能是高温、低湿刺激了植物体内活性氧的积累,并激发了细胞的自身防御系统,表现出抗氧化酶活性较高;A3 处酶活性较低,可能是由于对环境的长期适应,其体内活性氧含量较低,酶活性处于较低水平,可被认为是岳桦最理想的分布区域,从野外调查的结果来看,海拔 1900 m 上下,也是长白山岳桦分布数量最多、最集中的区域;从海拔 A3 到 A4 酶活性增强,可能是因为环境逐渐不利于岳桦的生长,体内活性氧不断积累超过正常水平,抗氧化酶由于底物浓度增加而被诱导合成<sup>[41]</sup>,随着海拔的升高而活性增强,这可以被认为是逆境胁迫的一种正常响应,与 Polle 等<sup>[42]</sup>对生长在高海拔地区挪威云杉针叶中抗氧化酶的研究相类似;在接近岳桦分布区上限 A5 时,各种酶活性又显著降低,与汪晓峰<sup>[5]</sup>对红景天中 AsA-POD 酶的研究结果相似,究其原因,可能是极端环境条件使植物体内活性氧大量积累,并超过细胞自身的防御能力,对细胞的结构和功能造成了严重破坏,从而使酶蛋白氧化变性、酶活性明显降低。

综合本次研究表明,随着海拔的升高,环境不断恶化(温度下降、氧含量降低、干旱、太阳辐射以及紫外线的增加等),岳桦受到的胁迫逐渐加重,在比叶面积和光合色素含量方面形成了一定的生态适应,表现为随海拔上升 SLA 减小,岳桦叶内 Chl(a+b)降低和 Chla/b、Car/Chl 升高。在抗氧化系统方面,海拔 1900 m 左右,MDA 含量和 MP 均处于最低水平,各种酶的活性均为最低,说明该海拔岳桦受到的胁迫较轻,比较适合岳桦的生长;当海拔超过 2000 m,MDA 含量和 MP 升高,并达到最大值,各种酶的活性都出现了一定程度的下降,

说明在高海拔地区,岳桦受到了较为严重的生理胁迫。由此可见,一定海拔范围内,岳桦内部的保护系统能够使得活性氧的清除效率维持在高水平,使细胞内的活性氧保持在较低水平上,从而使岳桦受到较小的伤害,随着海拔的不断升高,到达一定高度(林线)后,尽管岳桦在比叶面积和光合色素等指标上形成了一定的生态适应,但是高海拔不利环境对其的胁迫程度仍然超过了其内部保护系统的承受能力,此时就不利于岳桦的生长发育,限制了其向更高海拔的分布,从而有可能导致林线的形成。

## References:

- [1] Woodward F I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 1986, 70: 580—586.
- [2] Guo K, Li B S, Zheng D. Floristic composition and distribution in the Karakorum-Kunlun Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21(2): 105—114.
- [3] Tranquillini W. Physiological Ecology of the Alpine Timberline: Tree Existence at High Altitude with Special Reference to the European Alps, Ecological Studies 31. Berlin: Springer, 1979. 1—137.
- [4] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 59—124.
- [5] Hovenden M J, Brodribb T. Altitude of origin influences stomatal conductance and therefore maximum assimilation rate in Southern Beech, *Nothofagus cunninghamii*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27: 451—456.
- [6] Wang X F, Ren H X, Sun G J. Altitudinal variation of antioxidative system in leaves of *Rhodiola quadrifida* and *R. gelida*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 331—337.
- [7] Wildi B, Lütz C. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19: 138—146.
- [8] Wu B, Han F, Yue X G, *et al.* Effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and antioxidative systems of three plants in alpine meadows. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(10): 2010—2016.
- [9] Walker M A, Mckersie B D. Role of the ascorbate-gluathione antioxidant system in chilling resistance of tomato. *Journal of Plant Physiology*, 1993, 141: 234—239.
- [10] He T, Wu X M, Wang X R, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Leontopodium leontopodioides* growing at different altitudes. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(12): 2519—2523.
- [11] Li J M, Jin Z X, Zhon Z G. RAPD analysis of genetic diversity of *Sargentodoxa cuneata* at different altitude and the influence of environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 567—573.
- [12] He T, Wu X M, Zhang G N, *et al.* Comparative study on chloroplast ultrastructure of *Leontopodium leontopodioides* grown at different elevations. *Acta Botanica Yunnanica*, 2005, 27(6): 639—643.
- [13] Li F L, Bao W K, Liu J H, *et al.* Eco-anatomical characteristics of *Sophora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River dry valley. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 5—10.
- [14] Han F, Zhou D W, Ten Z H, *et al.* Comparison of antioxidative system in *Kobresia humilis* grown at different altitudes on Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(9): 1491—1496.
- [15] Zhou D W, Zhu W Y, Teng Z H, *et al.* Antioxidative compounds of *Polygonum viviparum* L. from different altitudes. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2003, 9(5): 489—492.
- [16] Yu D P, Zhou L, Dong B L, *et al.* Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the Northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(5): 30—34.
- [17] Chen D K, Feng Z W. Alpine and sub-alpine vegetation in Changbai Mountain. *Res For Ecosyst*, 1985, 5: 49—56.
- [18] Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2001. 164—261.
- [19] Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Plant Physiology Academy of Shanghai. Experimentation Director of Modern Plant Physiology. Beijing: Science Press, 1999.
- [20] Chen J X, Wang X F. Experimentation Director of Plant Physiology. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006. 70—71.
- [21] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 447—459.
- [22] Poorter H, De Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 1999, 143: 163—176.
- [23] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15: 688—695.
- [24] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 2004, 34: 283—362.
- [25] Grime J P, Thompson K, Hunt R, *et al.* Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 1997, 79: 259—281.

- [26] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143: 155—162.
- [27] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, *et al.* Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, 152: 69—83.
- [28] Shipley B. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 2002, 16: 682—689.
- [29] Billings W D, Mooney H A. The ecology of arctic and alpine plants. *Biochemical Reviews*, 1968, 43: 481—529.
- [30] He J, Liu H X, Wang Y R, *et al.* Low temperature and photosynthesis of plants. *Plant Physiology Communications*, 1986, (2): 1—6.
- [31] Lichtenthaler H K, Kuhn G, Prenzel U, *et al.* Adaptation of chloroplast-ultrastructure and of chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions. *Zeitschrift für Naturforschung*, 1982, 37, 464—475.
- [32] Han L J, Yang C W, Ou Z Y. Progress in biosynthetic pathway and its biological functions of plant carotenoid. *Journal of Biology*, 2002, 19(6): 1—3.
- [33] Lu C F, Ben G Y. Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12(2): 38—42.
- [34] Chen S Y. Membrane lipid peroxidation and plant stress. *Chinese Bulletin of Botany*, 1989, 6(4): 211—217.
- [35] Bailly C, Benamar A, Corbineaue F, *et al.* Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seeds as related to deterioration during accelerated aging. *Physiologia Plantarum*, 1996, 97: 104—110.
- [36] Niki E, Yamamoto Y, Kamuro E, *et al.* Membrane damage due to lipid oxidation. *American Journal of Clinical Nutrition*, 1991, 53: 201S—205S.
- [37] Salin M L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast. *Physiologia Plantarum*, 1988, 72: 681—689.
- [38] Liu Y Y, Sun H B, Chen G Z. Effects of PCBs on *Aegiceras corniculatum* seedlings growth and membrane protective enzyme system. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(1): 123—128.
- [39] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43, 83—116.
- [40] Ma X J, Zhu D H. Functional roles of the plant superoxide dismutase. *Hereditas*, 2003, 25(2): 225—231.
- [41] Ramanjulu S, Bartels D. Drought-and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 141—151.
- [42] Polle A, Rennenberg H. Field studies on Norway spruce trees at high altitude II. Defence systems against oxidative stress in needles. *New Phytologist*, 1992, 121: 635—642.

#### 参考文献:

- [2] 郭柯, 李渤生, 郑度. 喀喇昆仑山昆仑山地区植物区系组成和分布规律的研究. *植物生态学报*, 1997, 21(2): 105~114.
- [5] 汪晓峰, 任红旭, 孙国钧. 四裂红景天与长鳞红景天叶片中抗氧化系统随海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 331~337.
- [7] 吴兵, 韩发, 岳相国, 等. 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光合速率和抗氧化系统的影响. *西北植物学报*, 2005, 25(10): 2010~2016.
- [9] 何涛, 吴学明, 王学仁, 等. 不同海拔火绒草光合特性的研究. *西北植物学报*, 2005, 25(12): 2519~2523.
- [10] 李钧敏, 金则新, 钟章成. 不同海拔高度大血藤群体遗传多样性的 RAPD 分析及其与环境因子的相关性. *生态学报*, 2004, 24(3): 567~573.
- [11] 何涛, 吴学明, 张改娜, 等. 不同海拔火绒草叶绿体超微结构的比较. *云南植物研究*, 2005, 27(6): 639~643.
- [12] 李芳兰, 包维楷, 刘俊华, 等. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上白刺花叶片生态解剖特征研究. *应用生态学报*, 2006, 17(1): 5~10.
- [13] 韩发, 周党卫, 滕中华, 等. 青藏高原不同海拔矮蒿草抗氧化系统的比较. *西北植物学报*, 2003, 23(9): 1491~1496.
- [14] 周党卫, 朱文琰, 滕中华, 等. 不同海拔珠芽蓼抗氧化系统的研究. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(5): 489~492.
- [15] 于大炮, 周莉, 董百丽, 等. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析. *生态学杂志*, 2004, 23(5): 30~34.
- [16] 陈大珂, 冯宗炜. 长白山系高山及亚高山植被. *森林生态系统研究*, 1985, 5: 49~56.
- [17] 李合生. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2001. 164~261.
- [18] 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. *现代植物生理学试验指南*. 北京: 科学出版社, 1999.
- [19] 陈建勋, 王晓峰. *植物生理学实验指导*. 广州: 华南理工大学出版社, 2006. 70~71.
- [29] 何洁, 刘鸿先, 王以柔, 等. 低温与植物的光合作用. *植物生理学通讯*, 1986, (2): 1~6.
- [31] 韩利军, 阳成伟, 欧志英. 类胡萝卜素的生物合成途径及生物学功能研究进展. *生物学杂志*, 2002, 19(6): 1~3.
- [32] 卢存福, 贾桂英. 高海拔地区植物的光合特性. *植物学通报*, 1995, 12(2): 38~42.
- [33] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫. *植物学通报*, 1989, 6(4): 211~217.
- [37] 刘亚云, 孙红斌, 陈桂珠. 多氯联苯对桐花树幼苗生长及膜保护酶系统的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(1): 123~128.
- [39] 马旭俊, 朱大海. 植物超氧化物歧化酶(SOD)的研究进展. *遗传*, 2003, 25(2): 225~231.