

昆仑山北坡前山带塔里木沙拐枣对不同 海拔生境的生理生态响应

朱军涛^{1, 2, 3, *}, 李向义^{1, 3}, 张希明^{1, 3}, 曾凡江^{1, 3}, 林丽莎^{1, 3}, 杨尚功^{1, 2, 3}, 桂东伟^{1, 2, 3},
王 辉^{1, 3}, 刘 波^{1, 2, 3}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

3. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站, 新疆 策勒 848300)

摘要: 在全面调查昆仑山北坡前山带塔里木沙拐枣 (*Calligonum roborovskii* A. Los.) 分布的基础上, 设置 3 个海拔梯度: A1 (2190m)、A2 (2355m)、A3 (2495m), 对不同海拔梯度塔里木沙拐枣的生理生态特性进行研究。结果显示: 叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 和总叶绿素 (chl(a+b)) 含量均随着海拔的上升而增大, 高海拔 A3 与低海拔 A1 相比, Chla、Chlb 和 chl(a+b) 含量分别增大了 48.30%、40.10% 和 43.71%, 差异均达显著水平 ($P < 0.05$)。SLA 和 Nmass 随着海拔的升高都增大, A3 与 A1 相比分别增大了 33.99% 和 20.97%, 差异达到显著水平 ($P < 0.05$)。LMA 随着海拔升高而减小, A3 与 A1 相比减小了 30.15%, 差异达到显著水平 ($P < 0.05$)。丙二醛 (MDA) 含量和质膜透性 (MP) 变化较为一致, 随着海拔上升而减小, A3 与 A1 相比分别减小了 184.06% 和 58.33%, 差异均达显著水平 ($P < 0.05$), 说明在 A1 受到的伤害更大。类胡萝卜素 (Car)、脯氨酸 (Pro) 和抗坏血酸 (AsA) 含量随着海拔的上升呈下降趋势, A3 与 A1 相比分别下降了 65.88%、290.21% 和 38.97%, 差异均达显著水平 ($P < 0.05$), 说明 A1 处非酶类保护物质含量最高。酶保护系统中的超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX), 只有 CAT 活性随海拔上升而升高, 其余 3 种酶的活性均随着海拔的升高而降低, A3 与 A1 相比分别降低了 18.75%、122.37%、23.03%, 差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。与此同时, 随着海拔的升高, 超氧阴离子自由基 (O_2^-) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量也呈下降趋势, A3 与 A1 相比分别下降了 54.48%、9.69%, 差异达显著水平 ($P < 0.05$)。在整个研究区域, AOS 维持在低浓度范围, 而低浓度 AOS 正好诱导防御基因表达, 及时清除活性氧, 另外非酶类保护物质含量的增加也有利于清除细胞内的活性氧, 维持细胞膜的稳定性, 从而保证塔里木沙拐枣正常的生理功能。

关键词: 塔里木沙拐枣; 海拔; 抗氧化系统; 生理生态; 昆仑山

Ecophysiological response of *Calligonum roborovskii* to the habitats in different altitudes in north slope of Kunlun Mountain

ZHU Juntao^{1, 2, 3, *}, LI Xiangyi^{1, 3}, ZHANG Ximing^{1, 3}, ZENG Fanjiang^{1, 3}, LIN Lisha^{1, 3}, YANG Shangong^{1, 2, 3}, GUI Dongwei^{1, 2, 3}, WANG Hui^{1, 3}, LIU Bo^{1, 2, 3}

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Cele National Station of Observation & Research For Desert-grass Land Ecosystem in Xinjiang, Cele 848300, China

Abstract: We investigated the ecophysiological responses of *Calligonum roborovskii* at different altitudes in the north of Kunlun Mountain, to determine ecophysiological adaptation mechanisms of the species antioxidative system. So we studied the content of Chla, Chlb, chl(a+b) and Carotenoid, malondialdehyde (MDA), ascorbate (AsA) and proline (Pro), the membrane permeability (MP), specific leaf area (SLA), LMA, Nmass, and the activities of peroxidase (POD), catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX) in leaves of *C. roborovskii* from different altitudes

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX2-YW-431); 新疆科技攻关项目 (200933125); 国家重点基础研究发展计划资助项目 (2009CB421303); 新疆科技重大专项和科技攻关资助项目 (200733144-2)

收稿日期: 2008-11-13; 修订日期: 2008-12-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zjt_1981@163.com

(A1:2190m, A2:2355m, A3:2495m) in Kunlun Mountain. The results showed that Chla, Chlb and Chl(a + b) increased with increasing altitude. At A3, they increased 48.30%, 40.10% and 43.71%, respectively, compared with that in A1. SLA and Nmass also increased with increasing altitude. At A3, they increased 33.99% and 20.97%. But LMA decreased with increasing altitude. At A3, they decreased 30.15%. MP and content of MDA had a similar change; they decreased with increasing altitude. Compared with A1, they decreased 184.06% and 58.33%, indicating that it was least damaged in A1. Carotenoid, Pro and AsA decreased with increasing altitude. They decreased 65.88%, 290.21%, 38.97%, compared with A1. This showed non-enzyme antioxidant was more accumulated in A1. The activity of SOD, POD and APX all decreased with increasing altitude, except CAT. Compared with A1, they decreased 18.75%, 122.37%, 23.03%. At the same time, content of O_2^- and H_2O_2 also decreased with increasing altitude. They decreased 54.48% and 9.69%. In the area, AOs keep at low level, so it induced to gene expression. More non-enzyme antioxidant and stonger activity of enzyme were favourable for eliminating intracellular active oxygen, keeping the cell membrane in a stable condition and ensuring normal growth of *C. roborovskii*.

Key Words: *Calligonum roborovskii*; altitude; antioxidative system; physioecological; Kunlun Mountain

昆仑山北坡前山带濒临最干旱的亚洲大陆中心,属暖温带塔里木荒漠和柴达木荒漠。在海拔 2190—2595m 间由塔里木沙拐枣、驼绒藜(*Ceratoides latens*)、合头草(*Sympegma regelii* Bge.)和昆仑绢蒿(*Seriphidium korovinii* Poljak.)共同组成荒漠草地优势群落^[1]。前山带荒漠草地是塔南地区重要的冬季牧场,且具有涵养水源、防风固沙和维系绿洲生态系统稳定的巨大作用。目前,前山带荒漠草地沙漠化日趋严重,就地起沙、风沙侵蚀和风沙堆积现象十分严重。因此,对昆仑山前山带植被保护和恢复的研究刻不容缓。塔里木沙拐枣作为昆仑山前山带荒漠草地的建群种之一,既是防风固沙的优良植物,又是骆驼和羊只的良好饲料。本研究以塔里木沙拐枣为研究对象,按不同海拔梯度对其进行取样,研究其叶片性状和生理生化指标对不同海拔生境的响应,这不仅有助于探讨塔里木沙拐枣种群特有机制,同时也为昆仑山前山带植被的生态恢复和保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

该区域位于 80°43'11"—80°43'27"E, 36°23'41"—36°27'45"N, 海拔在 2190—2595m 之间,濒临最干旱的亚洲大陆中心,属暖温带塔里木荒漠和柴达木荒漠。年降水量小于 100mm。土壤以棕色荒漠土为主,也常有多粗骨质甚至砾岩。植被稀疏,种类单纯,主要由塔里木沙拐枣、驼绒藜、合头草和昆仑绢蒿组成的荒漠植被。风向多为西风。一般下午多大风,清晨和上午无风或少风。

1.2 试验材料

塔里木沙拐枣,属蓼科(Polygonaceae)沙拐枣属(*Calligonum* L.)。灌木,通常高 0.3—1m。老枝灰白色或淡灰色。花较疏,花被片淡红色或近白色。果实宽卵形或宽椭圆形,黄色。花期 5—6 月份,果期 6—7 月份。生于洪积扇沙砾质荒漠、砾质荒漠中的沙滩上及冲积平原和干河谷。分布于南疆各地^[1]。

1.3 试验方法

在全面调查昆仑山北坡前山带塔里木沙拐枣分布的基础上,于 2008 年 7 月下旬选取塔里木沙拐枣分布较多且连续的样线进行采样。设置 3 个海拔梯度:A1(2190m)、A2(2355m)、A3(2495m),每个海拔梯度设置 3 个样地(10m × 10m),均取长势良好的 1 年生同化枝(4 个方位和中央进行混合取样,各海拔梯度分别取 15 个样)。样品统一编号,放入液氮罐中送回实验室进行测定。

环境因子:选择晴好天气,从 8:00—20:00,每隔 1h 用 Li-6400 记录 1 次数据,每个海拔梯度重复 3 次;土壤含水量,采用烘干称重法,每个海拔梯度重复 3 次;

叶氮含量:所采集的同化枝在烘箱内在 105℃ 下杀青 30 min,然后温度调至 80℃ 连续烘 48 h,烘干的样品

研磨并过 2mm 筛,用于叶片氮的测定;叶氮采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ -比色法。其 N_{mass} 为单位重量的氮含量^[2]。

比叶面积(*SLA*)和比叶重(*LMA*):用 LI-3000A 型便携式叶面积仪(Li-cor, USA)测量同化枝的叶面积,在 70℃ 条件下烘干至恒重,用电子天平(精度为 0.0001)称重,然后计算比叶面积 $SLA = \text{叶面积}/\text{干重} (\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1})$,比叶重 $LMA = \text{干重}/\text{叶面积} (\text{g} \cdot \text{m}^{-2})$ 。

叶绿素含量、叶片质膜透性、丙二醛(MDA)含量、游离脯氨酸(Pro)含量、抗坏血酸(AsA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性测定,参照李合生等的方法^[3]。超氧阴离子自由基(O_2^-)含量测定参照王爱国的方法;过氧化氢(H_2O_2)含量的测定参照 Ferguson 等的方法^[4]。

1.4 数据处理

数据分析采用 Excel2003 和 SPSS 14.0 (Windows 版本)进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同海拔梯度环境因子的变化

3 个海拔高度环境因子的变化如图 1 所示。由图 1 可知,随着海拔的升高,有效辐射强度和土壤含水量大致呈上升的趋势,而温度呈下降的趋势。 A_1 、 A_2 、 A_3 的全天有效辐射强度平均值分别为 1604.45、1615.19、1672.03 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与 A_1 相比分别升高了 0.67% 和 4.21%;温度全天平均值分别为 32.81、31.72、28.24℃,与 A_1 相比分别降低了 3.32% 和 13.93%;空气相对湿度全天平均值分别为 8.57%、8.73% 和 9.08%,与 A_1 相比分别升高了 1.87% 和 5.95%;土壤含水量平均值分别为 4.35%、5.28%、8.25%,与 A_1 相比分别升高了 21.38% 和 89.66%。

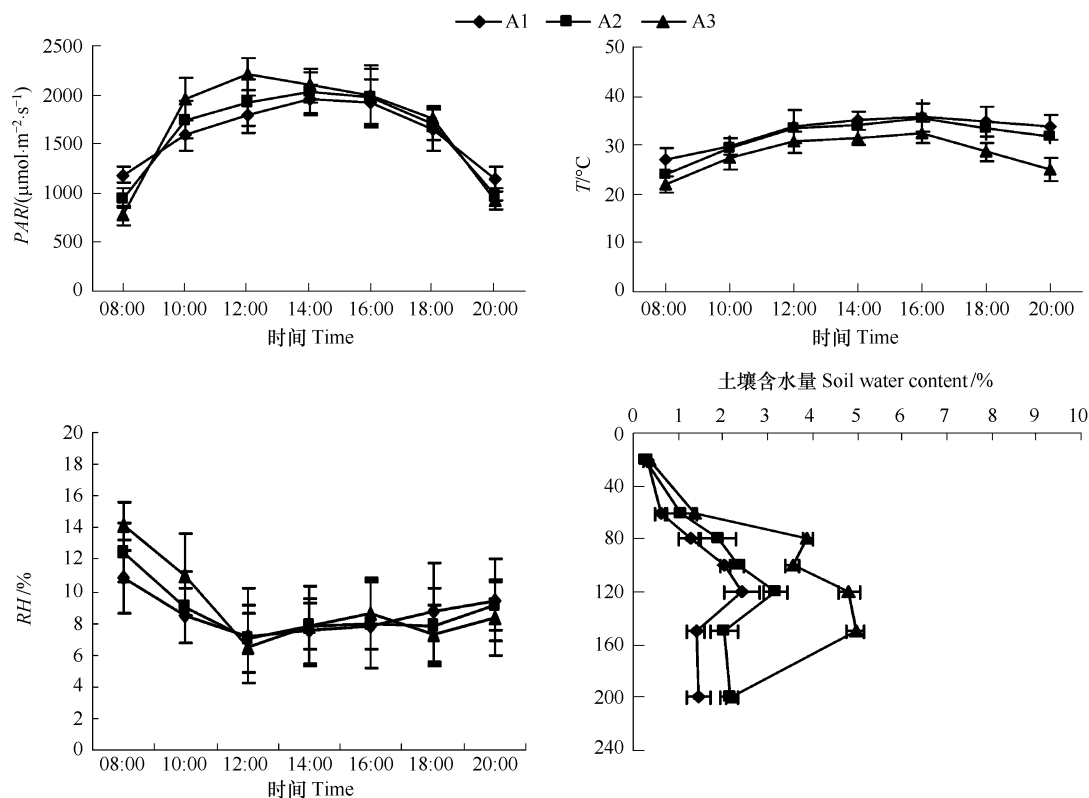


图 1 不同海拔梯度环境因子的变化

Fig. 1 The changes of enviromental factors on different altitudes

2.2 不同海拔梯度塔里木沙拐枣叶绿素含量、 N_{mass} 、*SLA* 和 *LMA* 的变化

3 个海拔高度叶片中叶绿素含量、 N_{mass} 、比叶面积(*SLA*)及比叶重(*LMA*)的变化如图 2 所示。由图 2 可知,随着海拔的升高,叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量大致上呈升高的趋势,而类胡萝卜素含量呈下降

的趋势,与 A1 相比,叶绿素 a 分别升高了 30.32%、48.30%,叶绿素 b 分别升高了 20.57%、40.10%,总叶绿素含量分别升高了 24.85%、43.71%,而类胡萝卜素含量分别降低了 24.71%、65.88%。经检验,各色素含量差异均达显著水平($P < 0.05$)。 N_{mass} 随着海拔的升高而增加,高海拔 A2、A3 与低海拔 A1 相比分别增加了 9.73%、20.97%。经检验,只有 A3 和 A1 差异达到显著水平($P < 0.05$)。同样, SLA 随着海拔的升高而增大,高海拔 A2、A3 与低海拔 A1 相比分别增大了 18.48%、33.99%。经检验,A3 和 A1 差异达到显著水平($P < 0.05$)。 LMA 随着海拔的升高而减小,高海拔 A2、A3 与低海拔 A1 相比分别减小了 15.34%、30.15%。经检验,A3 和 A1 差异达到显著水平($P < 0.05$)。

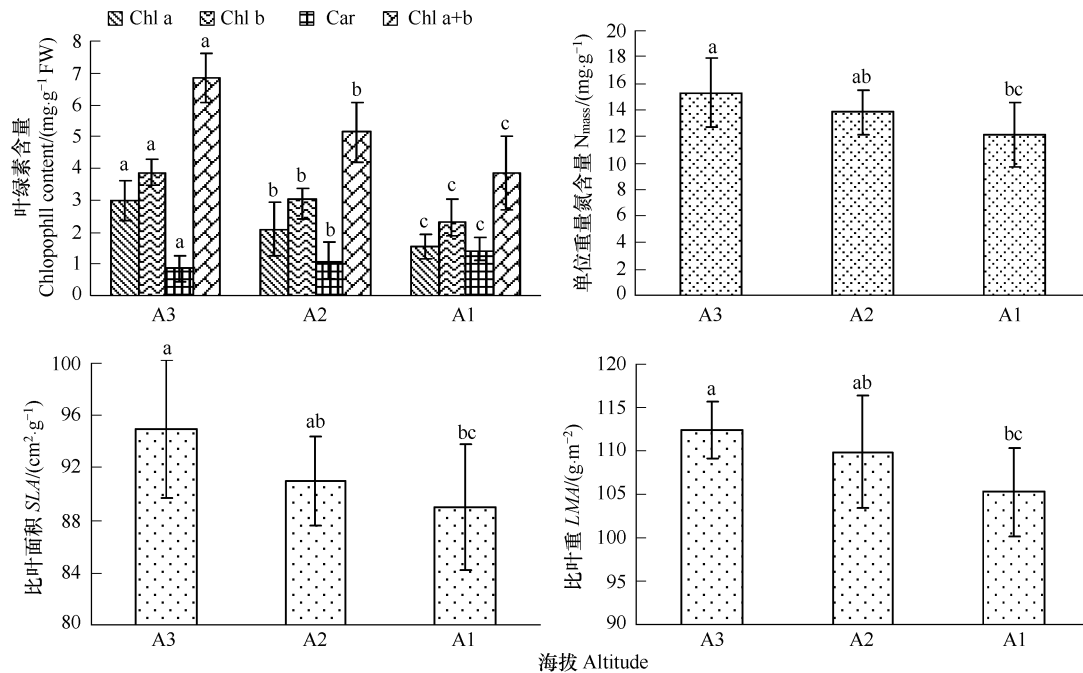


图2 不同海拔梯度叶绿素含量、 N_{mass} 、比叶面积和比叶重的变化

Fig.2 The changes of Chlorophyll content, N_{mass} , SLA and LMA on different altitudes on the

图2中各海拔间标有不同英文字母,表明两者的差异显著水平($P < 0.05$); A1、A2、A3:海拔高度分别为2190、2355、2495m

2.3 不同海拔梯度塔里木沙拐枣丙二醛(MDA)含量和质膜透性(MP)的变化

从图3可以看出,MDA的含量随着海拔的上升而降低,与A1相比分别降低了40.17%、184.06%。经检验,各海拔差异均达显著水平($P < 0.05$)。从图3还可以看出,MP随海拔的变化趋势与MDA相似:随着海拔的上升而降低,与A1相比分别增大了21.61%、58.33%。经检验,A3和A1、A2差异分别达显著水平($P < 0.05$)。

2.4 不同海拔梯度塔里木沙拐枣脯氨酸(Pro)和抗坏血酸(AsA)含量的变化

由图4可以看出,随着海拔的上升,脯氨酸和抗坏血酸含量呈降低趋势,与A1相比分别降低了74.74%、290.21%和14.71%、38.97%。经检验,Pro含量各海拔差异均达到显著水平($P < 0.05$),AsA含量A1和A2差异不显著($P > 0.05$),但两者与A3差异均显著($P < 0.05$)。Pro和AsA含量的增加,有利于清除胁迫条件下植物体内的自由基和活性氧,维持体内的平衡和正常代谢,属非酶保护系统。上述结果表明随着海拔升高,生境条件逐渐改善,塔里木沙拐枣抵御不良环境的能力逐渐降低。

2.5 不同海拔梯度塔里木沙拐枣抗氧化酶活性的变化

塔里木沙拐枣叶片内4种抗氧化酶活性的变化趋势如图5所示,从图中可以看出:随着海拔升高,只有CAT活性呈升高趋势,其余抗氧化酶活性均呈下降趋势。高海拔A2、A3与低海拔A1相比,SOD活性分别降低11.30%、18.75%,POD活性分别降低了61.18%、122.37%,APX活性分别降低了16.45%、23.03%,而

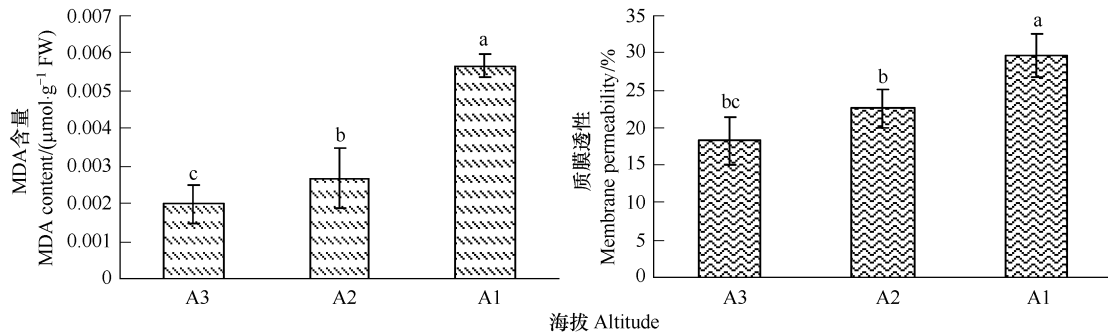


图3 不同海拔梯度丙二醛(MDA)和质膜透性(MP)的变化

Fig.3 The changes of content of MDA and MP on different altitudes

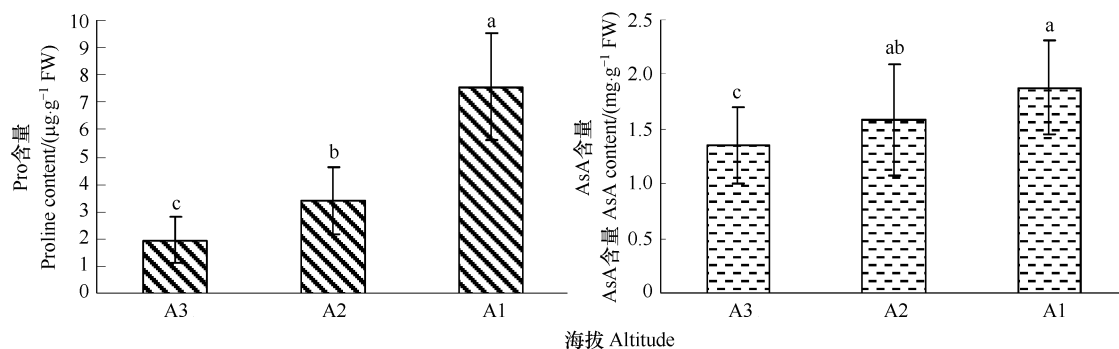


图4 不同海拔梯度脯氨酸和抗坏血酸含量的变化

Fig.4 The changes of content of Pro and AsA on different altitudes

CAT 活性分别升高了 38.30%、65.96%。经检验, POD 和 CAT 活性各海拔差异均显著 ($P < 0.05$), SOD 活性和 APX 活性 A1 与 A2 差异不显著 ($P > 0.05$), 而两者与 A3 差异分别达显著水平 ($P < 0.05$)。

2.6 不同海拔梯度塔里木沙拐枣超氧阴离子自由基(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量的变化

从图 6 可知,随着海拔的升高,超氧阴离子自由基(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量均呈下降趋势。高海拔 A2、A3 与低海拔 A1 相比,超氧阴离子自由基(O_2^-)分别降低了 21.53%、54.48%,过氧化氢(H_2O_2)含量分别降低了 4.64%、9.69%。经检验, O_2^- 含量 A1 与 A2、A3 差异分别达到显著水平 ($P < 0.05$),而 A2 和 A3 差异不显著 ($P > 0.05$); H_2O_2 含量只有 A1 和 A3 差异达显著水平 ($P < 0.05$),A1 和 A2、A2 和 A3 之间差异均不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

随海拔升高,空气密度减小,大气层变薄,水气及 CO_2 含量低,吸收、放射和传导热量的空气越来越少,温度下降。在高山地区,海拔每升高 100m,气温下降 $0.57\text{—}0.61^\circ\text{C}$ [6]。且高海拔地区的太阳紫外线 B (UV-B) 辐射强度明显高于低海拔的其它地区 [7]。前人研究高山或者高海拔地区环境因子对海拔梯度有很好的响应,本研究集中在昆仑山前山带海拔在 2190—2495m 之间,试验结果表明低海拔或是前山带区域,环境因子对海拔梯度的响应不明显,分析认为在昆仑山前山带地区土壤水分含量的变化是造成植物间差异的主要原因,随海拔上升,土壤含水量呈增大趋势。

早在 19 世纪,生态学家及植物学家们就开始关注植物性状,并发现部分植物性状对环境变化有很好的响应和适应表现。如沿着从湿润到干旱的环境梯度,植物叶片会由大变小、氮和磷含量增加、碳氮比下降、同化速率升高 [8],植物通过对外部形态及内部生理特征的调节来响应和适应环境的变化,同时改变其对生态系统功能的贡献。叶片是高等植物进行光合作用的主要器官,其性状直接影响到植物的基本行为和功能。叶性状可以划分为结构型性状和功能型性状,其中结构型性状是指植物叶片的生物化学结构特征,在特定环境下保

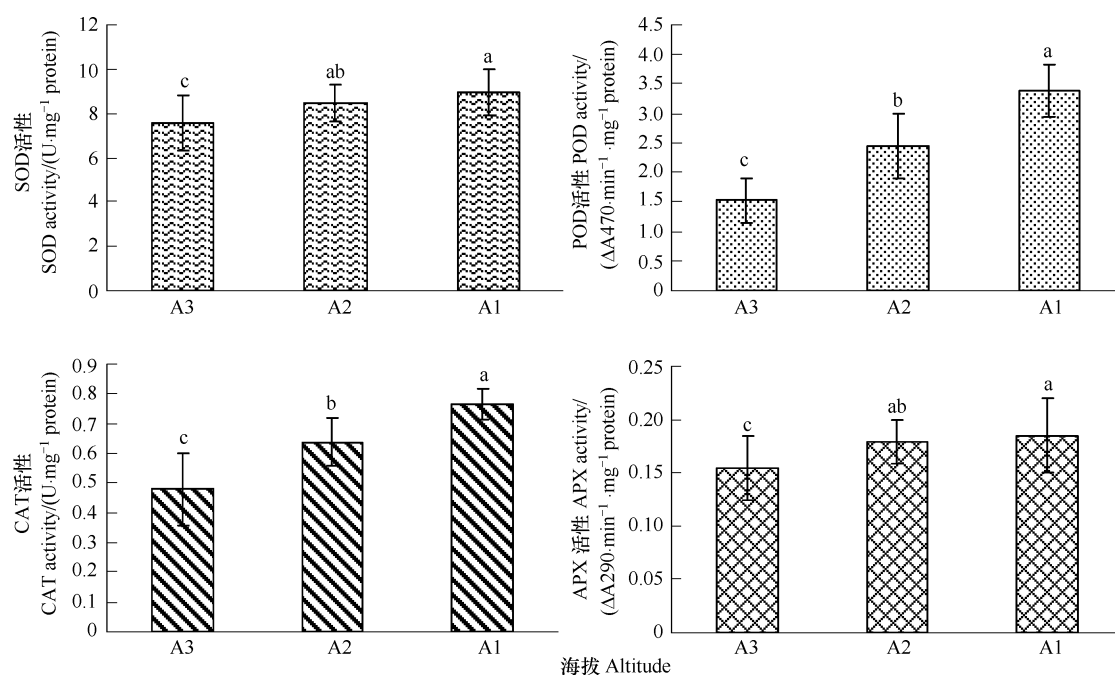


图5 不同海拔梯度抗氧化酶活性的变化

Fig. 5 The changes of the activities of SOD, POD, CAT and APX on different altitudes

图注同图2 Notes see Fig. 2

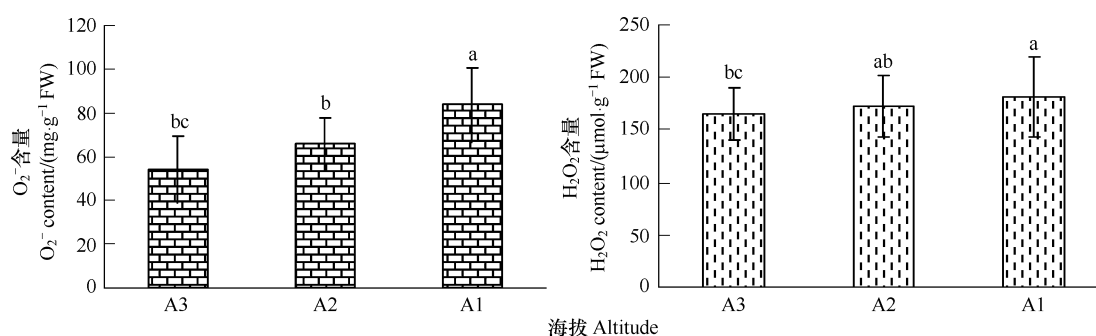


图6 不同海拔梯度超氧阴离子自由基和过氧化氢含量的变化

Fig. 6 The changes of content of O₂⁻ and H₂O₂ on different altitudes

图注同图2 Notes see Fig. 2

持相对稳定,主要包括叶寿命、比叶面积(*SLA*)、比叶质量(*LMA*)、叶绿素含量(*Chl*)和叶氮含量(N_{mass} 和 N_{area})等^[9]。从整体上看,随海拔下降,塔里木沙拐枣的*SLA*、 N_{mass} 及*Chl*呈下降的趋势,*LMA*呈上升的趋势,而土壤含水量呈下降趋势。说明随着干旱加剧,植物为了适应胁迫环境,其在叶片结构性状上也采取了一定的适应策略。Wright等^[10]对全球175个样点2548种植物的叶性分析表明,*LMA*随着降雨量的减少和光照辐射的增加而增大,而 N_{mass} 呈下降趋势。与本文的研究结果一致。在干旱生境下,植物往往分配较多的生物量和氮于细胞壁以增强叶片韧性,形成厚度较大而面积较小的叶片,使单位面积的干物质增加(即*SLA*减小,*LMA*增大),而分配到光合器官的氮相对减少^[11]。这一观点在本研究中得到很好的验证,随海拔下降干旱加剧,低海拔地区的塔里木沙拐枣分配较多的氮于细胞壁以增强细胞壁的韧性,防止失水过多,进而分配于光合器官如叶绿体的氮较少,叶绿素含量降低。在适应干旱生境下,塔里木沙拐枣表现出较高的形态可塑性。

干旱对植物组织是一种重要的胁迫因子,它能干扰植物细胞中活性氧产生与清除之间的平衡,导致植物

细胞遭受氧化胁迫^[12]。在正常条件下,植物细胞中产生的活性氧与其清除系统保持平衡,而当环境胁迫长期作用于植株,产生的活性氧超出了活性氧清除系统的能力时,就会引起活性氧累积产生氧化伤害。活性氧包括超氧阴离子 O_2^- 、过氧化氢 H_2O_2 和羟自由基 $OH\cdot$ 等^[13]。AOS 的水平决定了反应的类型,当低浓度时诱导防御基因表达,高浓度时启动细胞死亡。活性氧引发膜脂破坏产生的丙二醛(MDA)对膜和许多生物功能分子均有破坏作用,能破坏蛋白质和酶的结构。其浓度表示过氧化程度和膜系统伤害程度,通常被作为逆境生理指标^[14]。本研究结果表明(图3和图6),随着海拔高度下降,土壤干旱胁迫加剧,塔里木沙拐枣体内产生较多的 O_2^- 和 H_2O_2 ,AOS 积累引发膜脂过氧化和膜伤害程度加剧,MDA 含量和 MP 随之增大(图3)。但即使在 A1 区域,塔里木沙拐枣体内 AOS 仍然维持在低浓度范围,而低浓度 AOS 正好诱导防御基因表达,及时清除活性氧,维持了塔里木沙拐枣正常的生理功能,使其能在昆仑山前山带地区正常生长和代谢,并演变成优势群落。

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^[15]。Pro、AsA 和 Car(类胡萝卜素)是植物体内有效的非酶类抗氧化物质^[16],其含量的高低对消除或减轻膜脂过氧化,保持细胞膜系统的完整性,具有重要作用。Pro 作为渗透调节物在植物体内积累对抵抗逆境具有重要作用^[17]。Nicholas 和 Quinton 还发现,Pro 能有效清除 $\cdot OH$ ^[18]。由图4可知,在昆仑山北坡浅山带,塔里木沙拐枣叶片 Pro 的含量随着海拔的降低而增加,这与 Rada 等^[19]在海拔 4200—4500m 所测定的结果正好相反,这是因为在低海拔地区,随着海拔升高生态条件渐趋变好。AsA 是广泛存在于植物光合组织中的一种重要的抗氧化剂,抗坏血酸可以在抗坏血酸氧化酶(ascorbate oxidase)的催化下氧化成单脱氢抗坏血酸(MDHA),不仅可以在 Halliwell-Asada 循环中作为 APX 的底物,还可以作为抗氧化剂直接清除活性氧,在减少膜脂过氧化,保护细胞膜透性方面有重要作用。ASA 可还原 O_2^- ,清除 $\cdot OH$,猝灭 1O_2 ,歧化 H_2O_2 ,还可再生 VE^{-α}^[20]。如图3所示,A1 和 A2 区域的 AsA 含量显著高于 A3,这说明随着海拔降低,干旱加剧,塔里木沙拐枣体内的 AsA 猝灭活性氧的能力逐渐提高。另有研究认为^[11],在所有的活性氧猝灭系统中,Car 具有最重要的生物学意义。Car 存在于叶绿体内,一方面阻止激发态叶绿素分子的激发能从反应中心向外传递;另一方面,它也保护叶绿素分子免遭光氧化损伤。本研究中,塔里木沙拐枣在干旱胁迫下,叶片中的 Car 含量也有很好的响应。如图2所示在 A1 区域 Car 含量显著高于 A2 和 A3,从另一途径间接地猝灭活性氧自由基。酶保护系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等。SOD 第一个参与活性氧的清除反应,在抗氧化酶类中处于核心地位。SOD 是一种诱导酶,能将超氧阴离子自由基快速歧化为 H_2O_2 和分子氧。 H_2O_2 在 POD、CAT、APX 等酶的作用下转变为水和分子氧^[21]。本研究中,如图5所示在 A1 和 A2 区域塔里木沙拐枣体内的 SOD 含量显著高于 A3。说明在干旱胁迫下,塔里木沙拐枣首先启动 SOD,将体内产生的过量 O_2^- 歧化为 H_2O_2 和分子氧。POD 的作用具有双重性,一方面,POD 可在逆境或衰老初期表达,清除 H_2O_2 ,表现为保护效应,另一方面,POD 也可在逆境或衰老后期表达,参与活性氧的生成、叶绿素的降解,并能引发膜脂过氧化作用,表现为伤害效应^[22]。本研究中,如图5所示 POD 活性各海拔差异显著,且 A1 和 A2 区域显著高于 A3,也就是说在整个测定过程中 POD 清除 H_2O_2 ,表现为保护效应。CAT 可专一清除 H_2O_2 ,但 CAT 定位于线粒体、过氧化物体与乙醛酸循环体中,叶绿体中 H_2O_2 的清除是通过 Halliwell-Asada 途径进行的,APX 和 GR 在这一途径中起着重要作用^[22]。图5中,CAT 在 A1 和 A2 区域活性下降,一方面可能是由于 H_2O_2 的积累使其失活,另一方面可能是发生了光失活。APX 和 GR 组成另一个活性氧清除系统抗坏血酸-谷胱甘肽循环。APX 和 GR 是其中的关键酶,直接清除叶绿体内的 H_2O_2 ^[20]。研究表明,塔里木沙拐枣的酶保护系统机制是首先启动 SOD,将体内产生的过量 O_2^- 歧化为 H_2O_2 和分子氧。然后由 POD、APX 清除 H_2O_2 ,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。

4 结论

昆仑山前山带属低海拔地区,环境因子对海拔梯度的响应不明显,土壤含水量是造成植物间差异的主要

生态因子。随海拔上升,土壤含水量呈增大趋势。

随海拔下降,塔里木沙拐枣的 SLA 、 N_{mass} 及 Chl 呈下降的趋势, LMA 呈上升的趋势。塔里木沙拐枣的结构性状对海拔梯度(或者是土壤含水量)有很好的响应,表现出较高的形态可塑性。

随海拔下降,土壤干旱加剧。在干旱胁迫下,塔里木沙拐枣体内的 AOS(O_2^- 、 H_2O_2) 积累增多,膜脂过氧化和膜伤害程度加剧(MDA 和 MP),非酶保护系统(Pro、AsA 和 Car)和酶保护系统(SOD、POD 和 APX)在清除 AOS、减少膜脂过氧化和保护细胞膜透性方面起到重要作用。

References:

- [1] Commissione Redactorum Florae Xinjiangensis. Florae Xinjiangensis (Tomus1). Wlmq: Xinjiang Science & Technology & Hygiene Publishing House, 1992, 267-274.
- [2] Bao S D. Soil and Agricultural chemistry analysis. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- [3] Li H S, ed. Plant physiological biochemical experiment principles and techniques. Beijing: Higher Education Press, 1999: 137-263.
- [4] Wang A G, Luo G H. Quantitative relation between the reaction of Hydroxylamine and superoxide Anion Radicals in plants. Plant Physiology Communications, 1990, (6): 55-57.
- [5] Freguson I B, Watkirls C B, Harman J E. Inhibition by calcium of senescence of detached cucumber cotyledons. Plant Physiol, 1983, 71(1): 182-186.
- [6] Larcher W. Hochgebirge: An den grenzen des wachstums. Ökologische Grundwerte in Österreich Biosystematics and Ecology Series, 1994, 304-343.
- [7] Shi S B, Ben G Y, Han F. Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions. Acta Phytocologica Sinica, 1999, 23(6): 529-53.
- [8] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.
- [9] Kikuzawa K, Ackerly D. Significance of leaf longevity in plants. Plant Species Biology, 1999, 14: 39-45.
- [10] Wright I J, Reich PB, Westoby M, et al. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and-low rain fall and high-and-low nutrient habitats. Functional Ecology, 2004, 15(4): 423-434.
- [11] Turner I M. Sclerophylly: Primarily protective? Functional Ecology, 1994, 8: 669-675.
- [12] Smirnov N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytol, 1993, 25(1): 27-58.
- [13] Cadenas E. Biochemistry of oxygen toxicity. Annu Rev Bio-chem, 1989, 58: 79-110.
- [14] Yi X F, Yang Y Q, Ben G Y. Simple analysis on the basis of Antioxidation of Plants. Journal of Qinghai Normal University (Natural Science), 1999, 1: 40-47.
- [15] Ma X J, Zhu D H. Functional roles of the plant superoxide dismutase. Hereditas, 2003, 25: 225-231.
- [16] Vinson J A, Hao Y, Su X H, Zubik L H. Phenol antioxidant quantity and quality in foods: vegetables. Journal of Agriculture and Food Chemistry, 1999, 46: 3630-3634.
- [17] Zhao F Y, Guo S L, Wang Z L, Zhao Y X, Zhang H. Recent advances in study on transgenic plants for salt tolerance. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2003, 29(3): 171-178.
- [18] Nicholas S S, Quinton J C. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. Phytochemistry, 1989, 28: 1057-1060.
- [19] Rada F, Garcia-Núñez C, Boero C, Gallardo M, Hilal M, Gonzalez J. Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. Plant, Cell and Environment, 2001, 24: 377-381.
- [20] Pignocchi C, Fietcher J M, Wilkison J E. The function of ascorbate oxidase in tobacco. Plant Physiology. 2003, 132: 1631-1641.
- [21] Larcher W. Ökophysiologische konstitutionseigenschaften von gebirgspflanzen. Berichte Deutsche Botanische, 1983, 96: 73-85.
- [22] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 601-639.

参考文献:

- [1] 新疆植物志编辑委员会. 新疆植物志(第一卷). 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1992: 267-274.
- [3] 李合生主编. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 1999: 137-263.
- [4] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系. 植物生理学报, 1990(6): 55-57.
- [7] 师生波, 贾桂英, 韩发. 不同海拔地区紫外线 B 辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析. 植物生态学报, 1999, 23(6): 529-53.