

青藏高原高寒草甸退化对矮嵩草 有关生理特性的影响

李小娟¹, 李以康^{2*}

(1 青海民族大学 化学化工学院, 西宁 810007; 2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘 要: 该研究采用空间分布代替时间演替的方法, 选取青藏高原青海省果洛藏族自治州玛沁县境内典型的未退化草甸和退化草甸样地, 分别设置 3 个 5 m×5 m 的样方, 于 6 至 9 月下旬上午进行植株和土壤采样, 测定矮嵩草生理指标, 探讨高寒草甸退化所导致的环境变化对自然生长状态下矮嵩草生理特性的影响机制。结果表明: (1) 与未退化草甸相比, 退化导致土壤表层速效氮含量极显著降低, 而速效磷和速效钾含量显著升高; 全氮、全磷和全钾的含量总体上表现为未退化草甸低于退化草甸。(2) 与未退化草甸相比, 退化草甸矮嵩草叶中超氧化物歧化酶(SOD)活性在生长前期高而后期低(低 4%), 谷胱甘肽(GSH)含量在两个样地的变化趋势基本一致。(3) 退化草甸矮嵩草叶片可溶糖和可溶蛋白含量在生长后期分别比未退化草甸降低 17.6% 和 34.9%, 且 9 月份降低达极显著水平。(4) 生长中期以后, 退化草甸矮嵩草叶片叶绿素 a、b 含量比未退化草甸的下降速度快、含量分别低 18.84% 和 20.68%。(5) 退化草甸矮嵩草叶片超氧阴离子自由基(O_2^-)的产生速率在 9 月份极显著高于未退化草甸。研究表明, 在非生物胁迫下未退化草甸的矮嵩草具有更高的 ROS 清除能力和渗透调节能力, 退化导致的环境变化可能是矮嵩草在生长后期抗氧化能力降低、衰老早的内在原因。

关键词: 草甸退化; 抗氧化系统; 渗透调节物质

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Tibetan Plateau Meadow Degradation on the Physiological Characteristics of *Kobresia humilis*

LI Xiaojuan¹, LI Yikang^{2*}

(1 Qinghai Nationalities University, Institute of Chemistry and Chemical Technology, Xining 810007, China; 2 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China)

Abstract: The study used spatial distribution to replace time succession. We chose typical non-degraded meadow and degraded meadow plots in Maqin County, Guoluo Tibetan Autonomous Prefecture, Qinghai Province. Three 5 m×5 m quadrats were set up, plant and soil samples were taken in the morning from the end of June to September, and physiological indexes of *Kobresia humilis*, was measured to explore the effects of environment changes caused by degradation of Tibetan Plateau alpine meadow on physiological characteristics of *K. humilis* under natural conditions. The results showed that: (1) compared to non-degraded meadow, the available nitrogen content significantly reduced in degraded meadow ($P < 0.01$), but the available phosphorus content and available potassium content significantly increased ($P < 0.05$); The

收稿日期: 2017-04-27; 修改稿收到日期: 2017-07-19

基金项目: 国家自然科学基金(31270576); 青海省基础研究项目(2016-ZJ-710); 青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20)

作者简介: 李小娟(1970—), 女, 硕士, 副教授, 主要从事逆境生理与分子生物学研究, E-mail: chouerli@126.com

* 通信作者: 李以康, 博士, 副研究员, 主要从事生态学研究。E-mail: liyikang501@163.com

overall performance of total nitrogen, total phosphorus and total potassium contents were lower in non-degraded meadow than that in degraded meadow. (2) In degraded meadow, SOD activity of *K. humilis* leaves decreased in late growth stage (reduced by 4%), the trend of GSH content in two plots was basically the same. (3) The contents of soluble sugar and soluble protein in the leaves of *K. humilis* in degraded meadow were lower than that in non-degraded meadow at late growth stage (reduced by 17.6% and 34.9%, respectively), and significantly decreased in September ($P < 0.01$). (4) After middle growth stage, the contents of chlorophyll a and b in the leaves of *K. humilis* of degraded meadow decreased more quickly than that of non-degraded meadow, and the contents were low (18.84% and 20.68%, respectively). (5) The generate velocity of O_2^- in the leaves of *K. humilis* in degraded meadow was higher than that in non-degraded meadow in September ($P < 0.01$). These results indicate that *K. humilis* has higher ROS scavenging ability and osmotic adjustment ability. Environment change caused by degradation maybe the inner reason that resulted in *K. humilis* antioxidant capacity decrease and aging more earlier in late growth stage.

Key words: alpine meadow degradation; antioxidant system; osmotic

活性氧(ROS, reactive oxygen species), 包括超氧阴离子自由基(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)等含氧自由基, 其产生是植物生长过程(如光合作用和呼吸作用等)中的正常现象^[1], 而有时则是外界非生物胁迫造成的结果^[2]。ROS 能够对细胞结构造成破坏导致氧化胁迫, 植物对氧化胁迫的敏感性取决于 ROS 和细胞抗氧化能力之间的综合平衡^[3-4]。逆境条件下, ROS 大量积累, 打破动态平衡, 从而对植物产生危害。与之相适应, 植物体内形成了避免或减缓胁迫伤害的适应机制^[5-6]。抗氧化系统是清除 ROS 伤害的重要一环。研究表明, 细胞内的酶系统如超氧化物歧化酶(SOD)是植物抵抗氧化胁迫的第一道防线^[7]。非酶系统的低分子抗氧化物质如谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸等, 除了抗氧化及作为酶的辅因子起着至关重要的作用, 还通过调控细胞有丝分裂、细胞延长、衰老和死亡等过程来影响细胞的生长和发育^[8-9]。渗透调节物质可以在发生逆境胁迫时, 通过细胞主动积累溶质、降低渗透势和水势进行渗透调节^[10]。可溶性碳水化合物是植物在水分和盐分等胁迫下进行渗透调节的一种重要化合物, 在所有的有机化合物中, 可溶性碳水化合物约占渗透调节功能有机化合物的 50%^[11]。而可溶性蛋白质的含量在逆境条件下往往会大幅度升高^[12]。不同渗透调节物质在不同环境条件影响下其含量会发生很大变化。高原植物要经受更多的环境胁迫, 如低温、强紫外辐射、昼夜温差大、大风、干旱等, 强烈影响到高等植物生长、发育、繁殖等^[13], 这些环境胁迫更容易导致 ROS 的积累进而形成氧化损伤。矮嵩草(*Kobresia humilis*)是构成矮嵩草草甸的主要建群种, 属寒冷中生地面芽短根茎多年生莎草科植物^[14], 是典型的密丛型草类, 具有耐寒、耐旱、耐辐

射、耐强风及耐贫瘠的特点^[15], 在长期对寒冷的适应进化和对人为放牧干扰的对抗过程中, 形成了从形态、结构及生理的稳定性维持机制, 具有较高的系统稳定性与自我调控能力^[16], 其种群在较重的放牧压力下也能得以保持^[17]。矮嵩草具有高蛋白、高脂肪、高无氮浸出物、高热值和低纤维素“四高一低”典型特性^[18], 是高寒草甸地区生态和经济价值兼具的优良牧草。

近年来随着气候变暖以及过度放牧高寒草甸大面积退化^[19], 草甸退化使土壤含水量显著降低, 湿度减小^[20], 甚至导致了土壤容重等土壤理化性质的改变。生长环境的变化会对植物的抗氧化系统和渗透调节物质产生不同的影响^[21-24]。已有研究表明, 莎草地上生物量在草甸退化之后下降十分明显^[25]。矮嵩草作为嵩草草甸的建群种, 在重度退化阶段分布很少甚至消失。因此, 草甸退化可能对矮嵩草生长影响比较强烈。本研究从草甸退化对矮嵩草生理方面的干扰出发, 试图探究草甸退化对植物生长的内在影响。

1 材料和方法

1.1 样地概况

试验样地位于青海省果洛藏族自治州玛沁县境内大武乡($98^{\circ}48' \sim 100^{\circ}55' E$, $33^{\circ}43' \sim 35^{\circ}16' N$), 平均海拔高于 4 000 m, 属高寒半湿润气候, 无四季之分, 只有冷暖两季, 日照充足, 历年日照平均值在 2 500 h 以上, 年总辐射量在 623.8~629.9 kJ/cm²。冷季持续时间长达 7~8 个月, 且风大雪多; 暖季湿润, 长达 4~5 个月。平均气温在 0℃ 以下, 全年无绝对无霜期。年降水量 420~560 mm, 多集中在 5~10 月份^[25]。草地类型主要以高寒草甸为主, 土

壤类型以高山草甸土为主。

样地所在区域,草甸被牧民用围栏分割成不同的地块,各户放牧强度不同,导致围栏内草甸可能处于不同的退化阶段,植被的生长状况和长势各异,植被盖度和地表微环境状况也发生变化。在植被退化过程中,以矮嵩草为优势种的群落向小嵩草(*Kobresia pygmaea*)方向演替,而在重度退化阶段,由于高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)挖洞行为以及家畜践踏,草毡表层受到严重破坏,矮嵩草和小嵩草的生长基本消退,杂类草占据优势地位^[26]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 根据周华坤等^[25]研究结果确定退化程度。把重度退化之前草甸根据种类组成和数量差异特点分为未退化草甸和退化草甸,具体样地状况如下:(1)未退化草甸的主要群落优势种是矮嵩草和小嵩草等。植物群落以短根茎莎草科植物为绝对优势种,伴有丛生禾草和少量杂类草,植物生长盛期总盖度达 90% 以上,植被生长良好。(2)退化草甸的主要群落优势种是矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、羊茅(*Festuca ovina*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)等,其中杂类草的盖度和优势度增加,植物生长盛期总盖度达 70%~80% 左右。根据上述草甸退化特点,采用空间分布代替时间演替的方法,选取 2 种典型的未退化草甸和退化草甸样地,分别设置 3 个 5 m×5 m 的样地以备采样。所选样地位置相近,温度、空气湿度、光照和降雨等外部条件基本一致。

1.2.2 实验方法 采样方法:6 至 9 月下旬上午 11:00 左右进行植株和土壤采样。每样地随机选取 10 株生长健康的矮嵩草植株,从基部剪断,去掉枯叶,剪碎,混合均匀,称重后标记,装入自封袋中,放入液氮罐中带回,用于各项生理指标的测定。土壤样品采用土钻法采集,每 10 cm 为 1 层,共 2 层,每 6 钻为 1 个重复。土壤样品风干后去根系,四分法,1 份过 0.25 mm 土壤分析筛作为全量养分分析测定样品;1 份过 2 mm 土壤分析筛,作为速效养分测定样品。地上植物样品采集采用标准收获法,以样方为单位混合。每样地土壤和植物样品均 3 个重复。

酶液的提取:取 0.5 g 鲜重的叶片,剪碎,在预冷的研钵中,加入 1 mL 预冷的提取液(0.15 mol/L 磷酸缓冲液,内含 0.3% PVP(聚乙烯吡咯烷酮),pH 7.0),在冰浴上研磨成匀浆,加提取液定容到 9 mL。4 ℃ 条件下 15 000 r/min 离心 10 min,上清液

用于活性的测定。SOD 测定按 Giannopoulitis 和 Ries^[27]方法;GSH 测定参照 Ellman^[28]方法;可溶蛋白质含量测定参照考马斯亮蓝 G-250 染色法^[29];蒽酮法测定植物组织中可溶糖含量^[30];叶绿素含量测定参照 Arnon^[31]和朱广廉等^[32]方法; O_2^- 产生速率的测定按照《现代植物生理学实验指南》^[33]方法;土壤营养成分测定见韩发等^[34]方法。

1.2.3 数据处理 使用 SPSS16.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 进行数据分析,用 SYSTAT. Sigmaplot. v 9.01 软件作图。以上数据除土壤营养成分外均设 3 次重复,结果取其平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 退化草甸土壤养分的变化

未退化和退化草甸的土壤养分变化见表 1(9 月份的土壤分析结果)。结果表明,未退化草甸表层土壤(0~10 cm)速效氮含量极显著高于退化草甸($P<0.01$)。相关研究证明,当草地完全退化为毫无放牧利用价值的次生裸地黑土滩时,速效氮急剧下降^[25],而在退化过程中速效氮含量较高,一方面可能与黄枯期植被的覆盖度低,风蚀、冻融现象严重有关;另一方面也可能是生长季末进入土壤的植物组织的 N 矿化作用所致^[35]。

未退化草甸表层土壤(0~10 cm)速效磷含量显著低于退化草甸($P<0.05$),且同一样地表层土壤的含量极显著高于中层土壤(10~20 cm)($P<0.01$)。这与鲍新奎等^[36]研究结果相同。高山土壤中的有机磷可发生净矿化作用,其净矿化量随土壤类型而异,且表层大于中、下层的量。这与表层土壤的微生物活性高,水热条件相对适宜有关。退化阶段草甸植被盖度较低,啮齿动物大量入侵等改变了土壤的水热条件,导致土壤的侵蚀与矿化作用加强,提高了有机磷的矿化速度。

速效钾呈现出随土层加深含量降低的趋势,未退化草甸表层土壤速效钾含量极显著低于退化草甸($P<0.01$),干友民等^[37]对川西北亚高山草甸放牧退化演替研究发现,放牧增加导致土壤表层速效钾含量升高,重牧区的速效钾含量远高于其他地区,认为是由于重牧草地土壤受到严重的家畜粪便污染,进而导致土壤化学性质异常。

未退化草甸各土层有机质含量均显著低于退化草甸($P<0.05$)。土壤有机质是土壤肥力的基础。高寒草甸土壤有机质的含量有着明显的垂直分布规律,随着土层加深,有机质含量下降。土壤中有机质

表 1 未退化和退化草甸土壤营养成分比较

Table 1 The comparative of nutrients in soil of non-degraded and degraded meadow

项目 Item	土层深度 Soil layer depth/cm	未退化草甸 Non-degraded meadow	退化草甸 Degraded meadow
速效氮 AN/(mg/kg)	0~10	18.425±0.75Aa	15.075±0.1Ba
	10~20	12.56±0.19Ab	12.063±0.18Ab
全氮 TN/%	0~10	0.285±0.02Ba	0.335±0.01Aa
	10~20	0.235±0.01Ab	0.250±0.01Ab
速效磷 AP/(mg/kg)	0~10	2.73±0.09Ba	3.115±0.07Aa
	10~20	1.62±0.02Ab	1.165±0.01Bb
全磷 TP/%	0~10	0.048±0.003Ba	0.058±0.001Aa
	10~20	0.05±0.002Aa	0.05±0.002Aa
速效钾 AK/(mg/kg)	0~10	223.72±4.2Ba	311.47±5.3Aa
	10~20	169.26±2.3Bb	217.81±3.7Ab
全钾 TK/%	0~10	1.900±0.08Aa	1.985±0.06Ab
	10~20	2.065±0.05Ab	2.245±0.08Aa
有机质 OM/%	0~10	5.745±0.2Ba	6.450±0.13Aa
	10~20	3.690±0.05Bb	4.61±0.05Ab
含水量 WT/%	0~10	36.70±1.04Aa	25.30±0.75Ba
	10~20	25.03±0.48Ab	23.17±0.23Aa

注:相同指标数据后不同大写字母表示处理间(退化与未退化)差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示土层间差异显著($P<0.05$)

Note:For the same indicator data, the different capital letters indicate significant at $P<0.05$ within the treatment (degraded and non-degraded), different lowercase letters indicate significant at $P<0.05$ within different soil layers

主要由植物的凋落物、根系、微生物等形成,而高寒草甸植物根系分布的特点是绝大部分分布在表层^[38-39]。退化草甸各土层有机质含量均高于未退化,这可能与其地下根系的浅层化分布^[40]和地下生物量向 0~20 cm 集中分布有关,高寒草甸随退化程度加重,根系在土壤表层累积,草毡表层厚度增加。

全氮、全磷和全钾的含量总体上表现为未退化草甸低于退化草甸的含量。这可能与未退化草甸的植被生长茂盛、盖度高、生物量大及营养成分利用较多有关。

在土壤养分差别不大,且能够满足植被生长需求的状况下,土壤水分含量是决定植被生长状况的重要因素。由表 1 可知,未退化阶段表层土壤水分含量比退化草甸高出 45.2%,显著高于退化草甸的含水量($P<0.05$),由于本研究不同退化草甸均在同一区域,相距不太远,地形坡度基本一致,所以降水是均等的,但由于植被覆盖度的差异,太阳对土壤的辐射不同,土壤的水分蒸发也就不同,导致土壤湿度分异。这一结果与相关的研究成果相一致^[22]。

2.2 草甸退化对矮嵩草叶中抗氧化系统的影响

退化草甸矮嵩草叶内的 SOD 活性在返青期(5

月份)高于未退化阶段,随后在生长初期的 6 月份含量升至最高,而未退化的恰好相反,活性降至最低(图 1,A)。SOD 为诱导酶,退化草甸矮嵩草在生长初期可能经受更不利的生长条件。在矮嵩草生长的中后期(7 月份到 9 月份),2 种样地的 SOD 活性变化趋势相一致。除了在 8 月份未退化草甸矮嵩草长势好,SOD 活性稍低于退化的外,其他 2 个月份的活性都高于退化草甸的,特别是在 9 月份,退化草甸矮嵩草黄枯较早,叶中 SOD 活性下降迅速,未退化样地矮嵩草叶中 SOD 活性较高,这有助于抵抗外界的恶劣环境,更有效清除环境胁迫所产生的 ROS。

2 个样地矮嵩草叶中 GSH 含量的变化规律基本一致(图 1,B),都表现出了“M”形的变化趋势:在返青期的 5 月份含量最低,随后升高,在草盛期的 7 月份含量降低,在黄枯期的 9 月份含量最高,说明 GSH 在 2 种退化程度高寒草甸矮嵩草叶中的作用一致。在整个生长期,表现为退化样地矮嵩草叶中 GSH 含量略高于未退化样地,差异显著性分析表明,除 5 月份外,其他几个月份矮嵩草叶中 GSH 含量没有出现显著性差异($P>0.05$)。

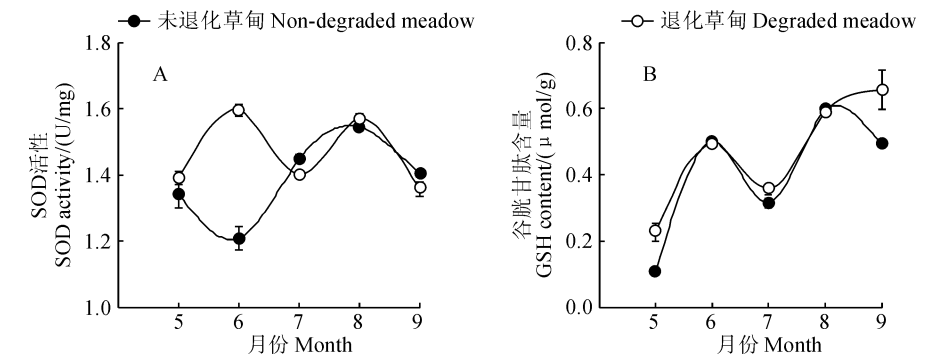


图 1 草甸退化对矮嵩草叶中 SOD 活性和 GSH 含量的影响

Fig. 1 Effect of meadow degradation on the activity of SOD and content of GSH in the leaves of *K. humilis*

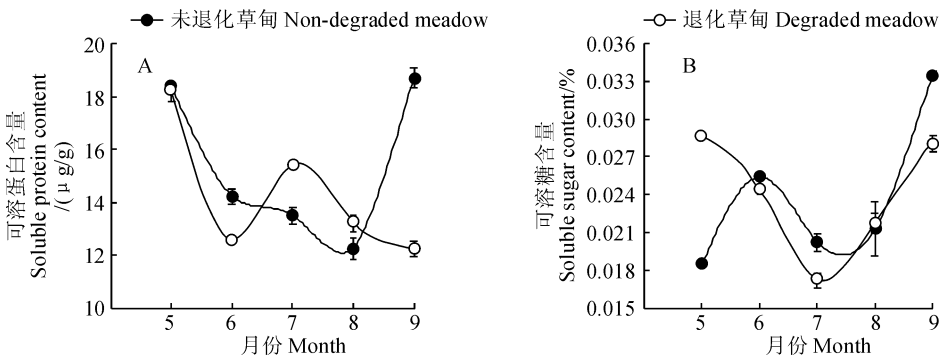


图 2 草甸退化对矮嵩草叶中可溶蛋白和可溶糖含量的影响

Fig. 2 Effect of meadow degradation on the contents of soluble protein and soluble sugar in the leaves of *Kobresia humilis*

2.3 草甸退化对矮嵩草叶中渗透调节物质的影响

从图 2,A 可见,2 个样地矮嵩草叶中可溶蛋白在返青期(5 月份)含量高且相近;而在黄枯期(9 月份),未退化矮嵩草叶中可溶蛋白含量远高于退化样地,差异极显著($P<0.01$)。矮嵩草生长初期,较高的可溶蛋白含量有助于其对生长初期恶劣生长环境的适应,可能也有利于抗氧化系统的正常运转和更新。随着天气变暖,外界水热环境好转,未退化草甸矮嵩草叶中的可溶蛋白含量不断降低,在 8 月份最低,9 月份含量升至最高。此时由于退化草甸与未退化草甸相比水分条件较差,矮嵩草较早进入黄枯期。叶中的可溶蛋白等往根部转移,可能是这 2 个样地 9 月份可溶蛋白含量差异的主要原因。

不同样地矮嵩草叶中可溶糖含量变化除 5 月份的相差较大外,其他月份的含量变化都表现出了相同的规律性(图 2,B);在外界生长条件相对最好的 7 月份含量降低,在生长后期随着外界气温的降低和植物衰老其含量普遍升高。差异显著性分析表明,未退化草甸矮嵩草叶中可溶糖含量除 5 月份极显著低于退化草甸外($P<0.01$),其他月份基本上都高于退化草甸的,特别是在 7 月份和 9 月份极显

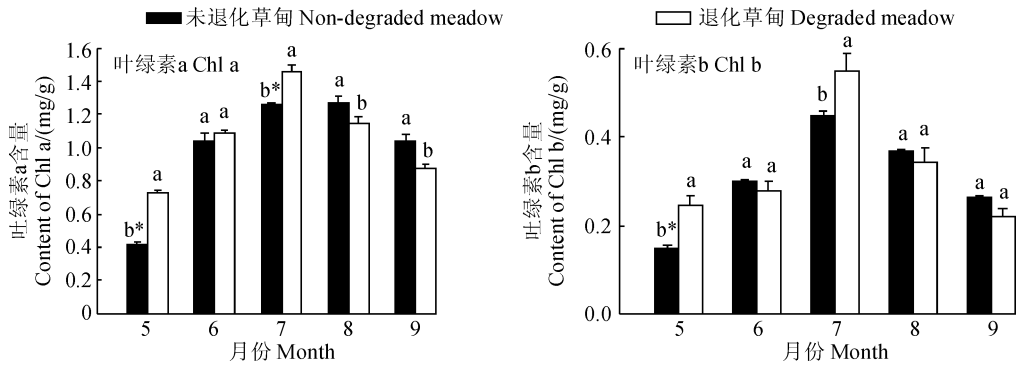
著高于退化的含量($P<0.01$),并且 9 月份含量最高。

2.4 草甸退化对矮嵩草叶中叶绿素含量的影响

植物的生长发育受到其所处生境的强烈影响,植物叶中叶绿素含量是表征植物生命活动活跃程度的一个重要指标。随草甸退化,矮嵩草叶中叶绿素含量也发生了不同的变化(图 3)。未退化草甸矮嵩草在生长的前期(5 月和 7 月份)叶绿素 a 含量极显著低于退化草甸矮嵩草叶中的含量(分别低 41.1% 和 10.9%,可能与返青的早晚有关),但是在生长后期(8 月份到 9 月份),未退化样地矮嵩草叶中叶绿素 a 含量显著高于退化阶段的叶绿素 a 含量(9 月份含量高出 18.84%);叶绿素 b 的含量也表现出了相同的规律(9 月份含量高出 20.68%)。未退化草甸矮嵩草叶中叶绿素含量在生长后期受到破坏的程度小于退化草甸,通过延长光合作用时间,制造更多有机物质,为越冬和来年萌发生长储备充足的物质,更好地完成生命过程。

2.5 草甸退化对 O_2^- 产生速率的影响

图 4 显示,除黄枯期外, O_2^- 产生速率在 2 种样地的变化基本一致,且返青期(5 月份)和黄枯期(9 月



图中不同小写字母表示同时期,退化与未退化草甸差异达显著水平; * 表示差异达极显著水平 ($P<0.01$)

图 3 草甸退化对矮嵩草叶中叶绿素含量的影响

Different lowercase letters in the figure indicate significant difference at $P<0.05$; at the same time, * indicate significant at $P<0.01$

Fig. 3 Effect of meadow degradation on the contents of chlorophyll in the leaves of *Kobresia humilis*

份)较高,而在 7、8 月份产生速率较低。由于外界严酷多变的自然环境和初生幼苗尚不完善的抗氧化系统使幼苗经受了一定的氧化损伤,因此返青期 2 样地矮嵩草叶中 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率较高。随着外界生长环境的好转和植物体抗氧化能力的不断增强,植物体内的 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率逐步降低,在水热环境相对较好的 7、8 月份降至较低的水平,这时候也是植物体受到的环境胁迫相对轻微的时候。在黄枯期,退化草甸矮嵩草叶中的 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率大大高于未退化样地 ($P<0.01$),显示未退化草甸矮嵩草在生长末期比退化样地的具有更强抗氧化胁迫能力,受到的氧化胁迫较轻。

3 讨论与结论

3.1 草甸退化对抗氧化系统的影响

研究表明,草甸退化使矮嵩草抗氧化系统抗氧化酶(SOD)和抗氧化物质含量都出现分异,特别是在矮嵩草生长后期。未退化样地矮嵩草叶中 SOD 活性更高,可能与样地条件相对优良、植物生长状况好及黄枯相对较晚有关。王生耀等^[41]研究表明,干旱胁迫使植物生长状况差,抗氧化活性和抗氧化物质含量发生相应变化。SOD 是一种非常重要的抗氧化酶,能够催化 $O_2^{\cdot -}$ 歧化反应产生 O_2 和 H_2O_2 ,避免 $O_2^{\cdot -}$ 对膜的伤害^[42]。在生长中期的 7 月份和后期的 9 月份,未退化草甸矮嵩草叶中 SOD 活性高,预示着黄枯期矮嵩草抗氧化酶具有更有效的抗氧化能力。

GSH 在植物的代谢和抗胁迫中起着至关重要的作用^[43]。GSH 在 9 月份的含量最高,这时外界气温降低,生长环境不断恶劣,抗氧化系统起着一定的抗胁迫作用。随着植物体内 ROS 含量不断增多

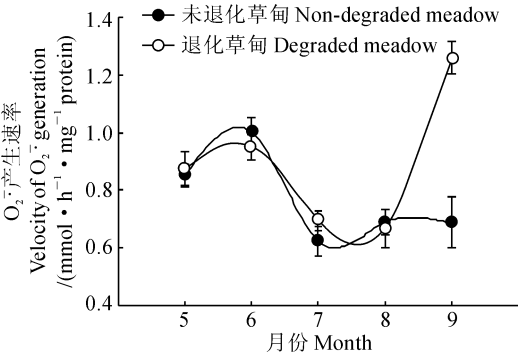


图 4 草甸退化对矮嵩草叶中 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率的影响

Fig. 4 Effect of meadow degradation on the velocity of

$O_2^{\cdot -}$ generation in the leaves of *Kobresia humilis*

(图 4),打破了平衡状态,并启动细胞编程性死亡(programmed cell death, PCD)程序,植物叶内叶绿素含量减少和 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率升高,植物进入黄枯期。

3.2 草甸退化对渗透调节物质含量的影响

在渗透胁迫下,植物体容易积累渗透调节物质来降低渗透势^[44]。高寒植物适应高海拔环境过程中,也易累积高浓度的可溶性物质如脯氨酸和蛋白质^[45]。韩发等^[46]对不同海拔矮嵩草蛋白质含量研究表明,为抵御更恶劣环境,生长于高海拔的植株蛋白质和淀粉含量高于低海拔植株。未退化草甸矮嵩草叶中可溶糖和可溶蛋白含量高于退化草甸(黄枯期更明显),可能与退化样地矮嵩草黄枯相对早,可溶性物质向地下部分转移有关;同时植物细胞中较高浓度的可溶糖和可溶蛋白能够提高细胞原生质浓度、降低冰点,减少环境胁迫伤害,有利于物种更好的生存和繁衍。

周华坤等^[47]研究发现,草甸退化对鹅绒委陵菜无性系的克隆生长行为和形态特性产生影响,而各种环境胁迫导致植物在生长过程中所有的组织水平

上都会发生改变(形态、生理、生化和分子)^[10],我们的研究表明草甸退化对矮嵩草生理水平同样产生影响。所以草甸退化所导致矮嵩草生长环境的变化,使其在生长过程中经受更大的胁迫,也可能是限制矮嵩草生长的内在因素。

3.3 草甸退化对 O_2^- 产生速率和叶绿素含量的影响

传统上认为 ROS 是生物需氧代谢所产生的有毒副产品。近些年来,人们认识到植物能够积极产生 ROS 作为信号分子参与诸如细胞编程性死亡、对非生物胁迫的反应、对入侵病原体的反应和系统信号传递等活动中^[48]。ROS 在植物的膜质过氧化、膜的破坏以及叶片的衰老中起着主要作用^[49]。 O_2^- 是植物体内的一种重要的 ROS,它既能与体内的蛋白质和核酸等活性物质直接作用,又能衍生成 H_2O_2 、羟自由基($\cdot OH$)和单线态氧(1O_2)等。在黄枯期的 9 月份,退化草甸矮嵩草叶中 O_2^- 产生速率远远高于未退化样地,表明植物体的 ROS 清除能力远低于未退化草甸,导致退化草甸矮嵩草衰老早。

3.4 结 论

退化的高寒草甸,鼠类活动增加,植被覆盖度下

降,土壤水分含量显著降低^[20]。土壤条件的改变(特别是土壤水分含量的降低)可能是造成矮嵩草生长受到影响的重要因素。叶绿素含量下降预示着植物叶片衰老的开始^[50],高山植物由于相对较短的生长期,必须有一套非常有效的碳水化合物同化机制^[45]。退化草甸的矮嵩草衰老迅速,后期进行光合作用的能力降低(图 3),对光能和营养物质利用率也降低。而高海拔环境的强辐射、低温、低 CO_2 分压及气温的迅速变化等对退化阶段矮嵩草的生长更为不利^[51],致使衰老提早,生物量减少。这与其他研究者得出的逆境条件往往会导致植物生物量减少的结论相一致^[52]。退化使叶片中渗透调节物质含量发生变化,可溶蛋白含量在生长后期降低;可溶糖含量在生长季大部分时间都明显降低;退化还使 SOD 活性发生变化,未退化草甸的 SOD 活性更高,能更好地保护植物生长;但对 GSH 含量影响不大;而退化草甸的叶绿素含量在生长后期降低更快,植物衰老早;退化导致的矮嵩草生理上的变化使 O_2^- 产生速率在退化草甸特别是黄枯期远高于未退化草甸。这些因素导致了退化草甸的矮嵩草更早的进入黄枯期。

参考文献:

- [1] GARCÍA-LIMONES C, HERVÁ S A, NAVAS-CORTÉS J A, *et al.* Induction of an antioxidant enzyme system and other oxidative stress markers associated with compatible and incompatible interactions between chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Fusarium oxysporum* f. sp. *Ciceris*[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2002, **61**:325-337.
- [2] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, **7**(9):405-410.
- [3] 张金林, 李慧茹, 郭姝媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. *草业学报*, 2015, **24**(12):220-236.
ZHANG J L, LI H R, GUO S Y, *et al.* Research advances in higher plant adaptation to salt stress [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(12):220-236.
- [4] RIO A, M, M. PALMA, *et al.* The activated oxygen role of peroxisomes in senescence[J]. *Plant Physiology*, 1998, **116**:1 195-1 200.
- [5] 张曼义, 杨再强, 侯梦媛. 土壤水分胁迫对设施黄瓜叶片光合及抗氧化酶系统的影响[J]. *中国农业气象*, 2017, **38**(1): 21-30.
ZHANG M Y, YANG Z Q, HOU M Y. Effects of soft water stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme system of cucumber leaves in greenhouse [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2017, **38**(1):21-30.
- [6] LUO Y, LIU Y B, DONG Y X, *et al.* Expression of a putative alfalfa helicase increases tolerance to abiotic stress in *Arabidopsis* by enhancing the capacities for ROS scavenging and osmotic adjustment[J]. *Plant Physiology*, 2009, **166**(4): 385-394.
- [7] 赵宏伟, 王新鹏, 于美芳, 等. 分蘖期干旱胁迫及复水对水稻抗氧化系统及脯氨酸影响[J]. *东北农业大学学报*, 2016, **47**(2): 1-7.
ZHAO H W, WANG X P, YU M F, *et al.* Effect of drought stress and rewating on antioxidant system and proline in rice during tillering stage [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2016, **47**(2):1-7.
- [8] 孙全贵, 龙子, 张晓迪, 等. 抗氧化系统研究新进展[J]. *现代生物医学进展*, 2016, **11**:2 197-2 200.
SUN Q G, LONG Z, ZHANG X D, *et al.* Novel progress in antioxidant system [J]. *Progress in Modern Biomedicine*, 2016, **11**:2 197-2 200.
- [9] FOYER C H, NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses[J]. *The Plant Cell*, 2005, **17**(7): 1 866-1 875.
- [10] HARE P D, CRESS W A, STADEN J V. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1998, **21**(6):535-553.

[11] ASHRAF M, HARRIS P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants[J]. *Plant Science*, 2004, **166**:3-16.

[12] 马玉心,蔡体久,宋丽萍,等. 兴安鹿蹄草(*Pyrola dahurica* (H. Andr.) Kom.)雪盖前后丙二醛及渗透调节物质含量的变化[J]. 生态学报,2007,**27**(11):4 596-4 602.

MA Y X, CAI T J, SONG L P, *et al.* Changes in contents of MDA and osmoregulatory substances during snow cover for *Pyrola dahurica* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27** (11):4 596-4 602.

[13] 邵宏波,梁宗锁,邵明安. 高等植物对环境胁迫的适应与其胁迫信号的转导[J]. 生态学报,2005,**25**(7):1 772-1 781.

SHAO H B, LIANG Z S, SHAO M A. Adaptation of higher plants to environmental stressesland stress signal transduction [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25** (7):1 772-1 781.

[14] 周兴民,王启基,张堰青,等. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1987,**11**(4): 276-285.

ZHOU X M, WANG Q J, ZHANG Y Q, *et al.* Quantitative analysis of succession law of the alpine meadow under the different grazing intensities[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1987,**11**(4): 276-285.

[15] 李巧峡,赵庆芳,马世荣,等. 嵩草属植物研究进展[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2006,**42**(6): 78-82.

LI Q X, ZHAO Q F, MA S R, *et al.* Research progress on *Kobresia* species[J]. *Journal of Northwest Normal University* (Natural Science) [J], 2006,**42**(6): 78-82.

[16] 曹广民,龙瑞军. 放牧高寒嵩草草甸的稳定性及自我维持机制[J]. 中国农业气象, 2009,**30**(4): 553-559.

CAO G M, LONG R J. System stability and its self-maintaining mechanism by grazing in alpine *Kobresia* meadow[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2009, **30** (4): 553-559.

[17] 朱志红,孙尚奇. 高寒草甸矮嵩草种群的放牧中构件种群的反应特性[J]. 植物学报, 1996,**38**(8): 653-660.

ZHU Z H, SUN S Q. Characteristic responsiveness of modular populations of *Kobresia humilis* to grazing in alpine meadow[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1996,**38**(8): 653-660.

[18] 杨元武,李希来,李积兰,等. 高寒草甸矮嵩草对放牧扰动的生长反应[J]. 西北农业学报, 2011,**20**(9): 18-24.

YANG Y W, LI X L, LI J L, *et al.* Growth response of *Kobresia humilis* to grazing disturbance on alpine meadow [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, **20** (9): 18-24.

[19] 尚占环,龙瑞军. 青藏高原“黑土型”退化草地成因与恢复[J]. 生态学杂志, 2005,**24**(6):652-656.

SHANG Z H, LONG R J. Formation reason and recovering problem of the ‘black soil type’ degraded alpine grassland in Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005,**24**(6):652-656.

[20] 郭正刚,牛富俊,湛 虎,等. 青藏高原北部多年冻土退化过程中生态系统的变化特征[J]. 生态学报,2007,**27**(8):3 294-3 301.

GUO Z G, NIU F J, ZHAN H, *et al.* Changes of grass land ecosystem due to degradation of permafros tfrozen soil in the Qinghai-TibetPlateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27** (8):3 294-3 301.

[21] 杨明博,杨 劫,杨九艳. 鄂尔多斯高原不同生境下中间锦鸡儿叶片的游离脯氨酸、丙二醛含量以及 POD 活性的变化[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版),2005,**36**(2):192-196.

YANG M B, YANG J, YANG J Y. The changes of free proline and MDA contents and POD activity of *Caragana davazameii* in different habitats in Erdos plateau [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimonggol*, 2005, **36** (2):192-196.

[22] 胡程达,刘荣花,王秀萍,等. 干旱对冬小麦光合、渗透调节物质和抗氧化酶活性的影响[J]. 中国农业气象,2015,**36**(5): 602-611.

HU C D, LIU R H, WANG X P, *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic, osmotic adjustment substance and antioxidase activities of winter wheat level [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2015,**36**(5):602-611.

[23] WILDI B, LÜTZ C. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitude[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1996,**19**(2):138-146.

[24] 周瑞莲,程国栋. 高寒山区牧草根中丙二醛、渗透调节物、多胺季节动态与抗冻力的关系研究[J]. 植物生态学报,2000, **24**(5):554-559.

ZHOU R L, CHENG G D. Changes in the roots of alpine grasses in relation to late fall, winter and spring freezing tolerance [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24** (5): 554-559.

[25] 周华坤,赵新全,周 立,等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. 草业学报,2005,**14**(3):31-40.

ZHOU H K, ZHAO X Q, ZHOU L, *et al.* A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the alpine meadow of the Qinghai-Tibetan plateau [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005,**14**(3):31-40.

[26] 李海英,彭红春,王启基. 高寒矮嵩草草甸不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析[J]. 草业学报,2004,**13**(5):26-32.

LI H Y, PENG H C, WANG Q J. Study on the aboveground biomass of plant communities among the stages of regressive succession in alpine *Kobresia humilis* meadow [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004,**13**(5): 26-32.

[27] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase II. Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1977,**59**(2):315-318.

[28] ELLMAN G L. Tissue eulfhydryl groups[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1959,**82**:70-77.

[29] BRAFORD 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.
- [30] 张治安,张美善,蔚荣海. 植物生理学试验指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2004.
- [31] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**:1-15.
- [32] 朱广廉,钟海文,张爱琴. 植物生理学试验[M]. 北京:北京大学出版社,1990.
- [33] 中国科学院上海植物生理研究所,上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版社,2004.
- [34] 韩发,李以康,周华坤,等. 管理措施对三江源区“黑土”土壤肥力及土壤酶活性的影响[J]. 草业学报,2007, **16**(3):1-8.
- HAN F, LI Y K, ZHOU H K, *et al.* Effect of managerial measures on changes of soil enzyme and soil fertility in “black soil bleach” degraded grassland. [J]. *Acta Pratacul-turae Sinica*, 2007, **16**(3):1-8.
- [35] AJWA H A, DELL C J, RICE C W. Changes in enzyme activities and microbial biomass of tall grass prairie soil as related to burning and nitrogen fertilization [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, **31**:769-777.
- [36] 鲍新奎,赵宝莲,曹广民. 高山土壤有机磷的净矿化作用[C], 高寒草甸生态系统. 北京:科学出版社,1991:227-236.
- [37] 干友民,李志丹,王钦,等. 川西北亚高山草甸放牧退化演替研究[J]. 草地学报,2005, **13**(增刊):48-52.
- GAN Y M, LI Z D, WANG Q, *et al.* Study on grazing degeneration succession of subalpine meadow in northwestern of Sichuan Province[J]. *Acta Agrestia Sinica*. 2005, **13**:48-52.
- [38] 周兴民. 中国嵩草草甸[M]. 北京:科学出版社,2001:158-159.
- [39] 杨成德,龙瑞军,陈秀蓉,等. 东祁连山不同高寒草地类型土壤表层碳、氮、磷密度特征[J]. 中国草地学报,2008, **30**(1):1-5.
- YANG C D, LONG R J, CHEN X R, *et al.* Characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus density in top soil under different alpine grasslands on the Eastern Qilian Mountains [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2008, **30**(1):1-5.
- [40] 王炜,梁存柱,刘钟龄,等. 羊草+大针茅草原群落退化演替机理的研究[J]. 植物生态学报,2000, **24**(4):468-472.
- WANG W, LIANG C Z, LIU Z L, *et al.* Mechanism of degradation succession in *Leymus chinensis* + *Stipa grandis* steppe community[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, **24**(4):468-472.
- [41] 王生耀,王堃,赵永来,等. 干旱和 UV-B 对两种牧草生长和抗氧化系统的影响[J]. 草地学报,2008, **16**(4):392-395.
- WANG S Y, WANG K, ZHAO Y L, *et al.* Effects of the drought and UV-B on the growth and anti-oxidative system of two perennial grasses [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2008, **16**(4):392-395.
- [42] 晏斌,戴秋杰,刘晓忠,等. 玉米叶片涝渍伤害过程中超氧自由基的积累[J]. 植物学报,1995, **37**(9):738-744.
- YAN B, DAI Q J, LIU X Z, *et al.* Accumulation of superoxide radical in corn leaves during waterlogging [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, **37**(9):738-744.
- [43] NOCTOR G, FOYER C H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen species under control [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1998, **49**:249-279.
- [44] SAIRAM R. K, TYAGI A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants[J]. *Current Science*, 2004, **86**(3):407-421.
- [45] ÖNCEL I, YURDAKULOL E, KELES Y, *et al.* Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants[J]. *Acta Oecologica*, 2004, **26**:211-218.
- [46] 韩发,贲桂英,师生波. 青藏高原不同海拔矮嵩草蛋白质、脂肪和淀粉含量的差异[J]. 植物生态学报,1997, **21**(2):105-114.
- HAN F, BEN G Y, SHI S B. Contents of protein, fat and starch of *Kobresia humilis* plants grown at different altitudes in Qinghai-Xizang plateau[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1997, **21**(2):105-114.
- [47] 周华坤,赵新全,周立,等. 高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响[J]. 生态学报,2006, **26**(2):508-520.
- ZHOU H K, ZHAO X Q, ZHOU L, *et al.* Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(2):508-520.
- [48] MITTLER R. Abiotic stress, the field environment and stress combination[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, **11**(1):15-19.
- [49] DHINDSA R S, PLUMB-DHINDSA P, THORPE T A. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1981, **32**:93-101.
- [50] PROCHAZKOVA D, SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C, *et al.* Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves [J]. *Plant Science*, 2001, **161**(4):765-771.
- [51] STREB P, SHANG W, FEIERABEND J, *et al.* Divergent strategies of photoprotection in high mountain plants[J]. *Planta*, 1998, **207**:313-324.
- [52] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, **53**:247-273.