



引用格式: 宁朋, 袁治国, 乔秋芬, 等. 新疆乌什县不同海拔黄花软紫草生长及生理特性[J]. 西北植物学报, 2024, 44(9): 1386-1394. [NING P, YUAN Z G, QIAN Q F, et al. Growth and physiological characteristics of *Arnebia guttata* at different altitudes in Wushi County of Xinjiang [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(9): 1386-1394.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240124

新疆乌什县不同海拔黄花软紫草生长及生理特性

宁朋^{1,2}, 袁治国¹, 乔秋芬¹, 王玲^{1,2*}

(1 塔里木大学 园艺与林学院, 新疆阿拉尔 843300; 2 塔里木大学南疆设施农业兵团重点实验室, 新疆阿拉尔 843300)

摘要 【目的】考察不同海拔黄花软紫草生长及生理特性, 探讨其不同生境下的生态适应机制, 为其野生资源保护利用提供依据。【方法】以塔里木盆地西北部乌什县黄花软紫草为研究对象, 观测 5 个海拔(1 155, 1 227, 1 332, 1 533, 2 137 m)下叶片形态、植株生长、光合色素、渗透调节物质含量及抗氧化酶活性。【结果】随着海拔增加, 黄花软紫草株高、地上生物量、总生物量、叶面积、比叶面积以及叶绿素 a、b 含量逐渐下降, 最高海拔处株高、地上生物量、比叶面积分别比最低海拔处显著下降 22.89%、31.77% 和 26.58%, 同时比叶重、根冠比和类胡萝卜素含量、类胡萝卜素/叶绿素、丙二醛、脯氨酸、可溶性糖含量以及抗坏血酸过氧化物酶、过氧化物酶活性均逐渐增加, 且最高海拔与最低海拔处差异显著。【结论】乌什县黄花软紫草生长和生物量积累在海拔 1 155 m 处最佳, 其受到环境胁迫随着海拔升高而加重, 但其能通过调整生活策略、提高渗透调节物质含量和抗氧化酶活性以适应高海拔生境。

关键词 黄花软紫草; 海拔; 叶片形态; 光合色素; 渗透调节物质; 抗氧化酶

中图分类号 Q948

文献标志码 A

Growth and physiological characteristics of *Arnebia guttata* at different altitudes in Wushi County of Xinjiang

NING Peng^{1,2}, YUAN Zhiguo¹, QIAO Qiufen¹, WANG Ling^{1,2*}

(1 College of Horticulture and Forestry, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China; 2 Key Laboratory of Southern Xinjiang Facility Agricultural Corps, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China)

Abstract [Objective] The study aims to investigate the growth and physiological characteristics of *Arnebia guttata* along the altitudinal gradients, in order to understand its ecological adaptation mechanism under different habitat conditions and provide a theoretical basis for the conservation and utilization of the wild resources of *A. guttata*. [Methods] *A. guttata* in Wushi County in northwestern Tarim Basin was chosen as the research subject. The leaf morphology, growth indicators, photosynthetic pigments, proline, soluble osmoregulatory substances, malondialdehyde content, and the activities of antioxidant enzyme were measured at five different altitudinal sites (1 155, 1 227, 1 332, 1 533, 2 137 m). [Results] The plant height, aboveground biomass, total biomass, leaf area, specific leaf area, and the content of chlorophyll a and chlorophyll b of *A. guttata* were the highest at the lowest altitude (1 155 m) and decreased with increasing altitude, reaching the lowest at 2 137 m. Among them, plant height, aboveground biomass, and leaf area were decreased by 22.89%, 31.77%, and 26.58%, respectively. The minimum value of specific leaf mass, root/shoot ratio, and carotenoid content, carotenoid/chlorophyll ratio, malondialdehyde, proline, soluble sugar, and ascorbate peroxidase and peroxidase enzyme activity of *A. guttata* were at 1 155 m,

收稿日期: 2024-02-27; 修改稿收到日期: 2024-05-13

基金项目: 塔里木大学胡杨英才项目 (TDZKSS202347, TDZKSS202348)

作者简介: 宁朋 (1996—), 男, 硕士研究生, 讲师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 2415406059@qq.com

* 通信作者: 王玲, 讲师, 主要从事园林植物资源研究。E-mail: 2779974585@qq.com

and increased with increasing altitude, reaching the maximum at 2 137 m. [Conclusion] The environmental condition of lower altitude is conducive to the growth and biomass accumulation of *A. guttata* in Wushi County. As altitude rises, the physiological stress on *A. guttata* becomes intensified, which adapts to the harsh environment to increase the soluble osmotic substances and the activity of antioxidant enzymes.

Key words *Arnebia guttata*; altitude; leaf morphology; photosynthetic pigments; osmoregulatory substances; antioxidant enzyme

海拔作为最主要的地形因子,能够引起光照、温度、水分等环境因子表现出规律性的变化,并通过这些变化间接地调控植物的物质代谢和生命活动,而植物也主动通过调整其生存策略以应对复杂多变的环境^[1-4]。比如,随着海拔的上升,钩藤(*Uncaria rhynchophylla*)叶绿素合成受到抑制,避免在高强度光照条件下吸收过多的光能造成光合机构损伤^[1]。而川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)和西南花楸(*Sorbus rehderiana*)则通过叶片变厚、叶面积减小来适应高海拔地区的低温和强风环境^[2],这反映了植物在逆境下的同化物分配策略。亦有研究表明高海拔地区植物通过增加体内可溶性渗透调节物质含量以适应低温缺水环境^[3-4],同时高海拔地区的高辐射环境诱导植物体内产生一系列低分子量抗氧化物质,并增强抗氧化酶的活性,以清除不利环境下产生的过多活性氧,从而缓解植物细胞受到的损伤^[5-7]。可见,植物的生长生理特性变化在适应不同海拔生境变化的过程中具有十分重要的意义。探讨不同海拔梯度上植物的生长及生理特性差异,有利于理解其不同环境下的生态适应机制。

黄花软紫草(*Arnebia guttata*)为紫草科(Boraginaceae)软紫草属(*Arnebia* Forssk)植物,广泛分布于中国西北部地区,其野生资源多见于荒漠生态系统,亦有少数分布于水量较少的河滩、林间、农田等区域^[8-9]。现有研究认为黄花软紫草具有较高的药用价值,其主要活性成分紫草素属于萘醌类色素^[10],可以显著降低肺炎链球菌溶血素(PLY)诱导的细胞毒性^[11],改善高葡萄糖引起的细胞氧化^[12]。从黄花软紫草中提取的紫草多糖 AG90 也具有较好的抗病毒活性^[8]。然而,黄花软紫草对于自然生长条件要求较高,人工种植较为困难,但市场对软紫草需求量不断增加,无节制的采挖使黄花软紫草野生资源已接近枯竭,在《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》中被列为易危(VU)物种^[8,13]。因此,揭示黄花软紫草的生态适应机制,并对其进行保护利用是当前需要关注并亟待解决的重要问题。当前对黄花软紫草的研究多集中于其药用成分的提取分析与质量控制^[8,10,14]以及野生资源分布调查^[8],对于其在自然环境下的生长及

生理特性研究鲜见报道,其不同生境下的生态适应机制尚不明确。因此,本研究通过对乌什县不同海拔黄花软紫草的生长及生理特性进行对比分析,旨在理解其不同生境条件下的生态适应机制,以期对黄花软紫草野生资源的保护利用提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于新疆维吾尔自治区阿克苏地区的乌什县境内,其东南侧临近塔里木盆地,北临吉尔吉斯斯坦共和国,西侧与阿合奇县接壤^[13]。乌什县气候温暖干燥,年均气温 9.4 °C,极端最高气温 35.5 °C,极端最低气温 -26.6 °C,年日照时间 2 750~2 850 h,年降水量为 70~120 mm,全年平均无霜冻期为 183~206 d,≥ 10 °C 的活动积温平均为 3 200~3 600 °C^[15]。

1.2 野外采样

黄花软紫草主要集中分布于海拔 1 100~2 200 m,在砂质土壤、山坡、沙质荒漠等干旱地带零星分布。根据黄花软紫草在乌什县境内的分布情况,选择 5 个海拔高度(分别为 1 155,1 227,1 332,1 533,2 137 m)样地,每个样地内随机选取 3 个采样点,每个采样点内选择 1 株生长健壮、无病虫害的黄花软紫草成年植株,对其生长形态指标进行测定。测定结束后采集其成熟的功能叶片,用纯净水洗净后带回实验室测定其生理指标。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生长指标

将采集到的植株洗净后,用卷尺测量其株高及根系长度,并将地上部分与根分开,置于烘箱 80 °C 烘至恒重,称量植株地上生物量(SB)和根生物量(RB),两者之和为总生物量(TB),两者之比为根冠比(R/S)。

1.3.2 叶片形态指标

叶长(LL)和叶宽(LW)用游标卡尺测量,叶面积(LA)用 CI-202 激光叶面积仪测定,随后将叶片置于 80 °C 的电热鼓风干燥箱中烘至恒重,称量叶片干重(DM),计算比叶面积(SLA, LA/DM)和比叶重(SLM, DM/LA)^[16]。

1.3.3 生理指标

光合色素含量采用丙酮-乙醇(等体积比)混合液浸提法测定;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定;脯氨酸(Pro)含量采用茚三酮比色法测定;可溶性蛋白(SP)含量采用考马斯亮蓝(G-520)染色法测定;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑法测定;过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性采用紫外吸收法测定,可溶性糖(SS)和淀粉(Star)含量采用硫酸-萘酮比色法测定^[17]。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 和 Excel 表格进行数据计算和统计分析,利用单因素方差分析(ANOVA)对各测度指标进行显著性检验,差异显著性定义为 $P < 0.05$,统计值用“均值±标准误”表示。采用 Origin 2022 软件中的“Correlation Plot”插件对各指标进行 Pearson 相关分析并绘图。

2 结果与分析

2.1 海拔对黄花软紫草叶形态的影响

植物的叶片形态特征与其生存策略密切相关。如

表 1 所示,随海拔升高,黄花软紫草叶片叶长(LL)、叶宽(LW)、单叶面积(LA)和比叶面积(SLA)逐渐显著减小,叶长宽比(LL/LW)无显著变化,比叶重(SLM)则逐渐显著增加。其中,与最低海拔 1 155 m 处相比,最高海拔 2 137 m 处 LL、LW、LA 和 SLA 分别显著降低了 23.78%、36.17%、88.69%和 26.58%,SLM 显著增加了 39.46%($P < 0.05$)。以上结果表明随着海拔升高,黄花软紫草叶片具有变小变厚的趋势。

2.2 海拔对黄花软紫草生物量的影响

黄花软紫草的株高(PH)、地上生物量(SB)、总生物量(TB)、根冠比(R/S)受海拔影响显著,而根长(RL)和根生物量(RB)均无显著变化(表 2)。其中,PH、SB、TB 随着海拔的升高而降低,最高值(海拔 2 137 m)比最低值(海拔 1 155 m)分别显著降低了 22.89%、31.77%和 18.75%($P < 0.05$);R/S 则随海拔升高呈现出“升—降—升”的变化趋势,最小值出现在海拔 1 155 m 处,海拔 1 332 m 和 2 137 m 处分别比最低值显著增加了 40.95%和 33.75%($P < 0.05$)。这表明海拔升高对黄花软紫草的生长和生物量积累产生不利影响,且对地上部分生长的影响相比根系更为显著。

表 1 不同海拔黄花软紫草叶形态指标

Table 1 Morphological indicators of leaves of *A. guttata* at different altitudes

海拔 Altitude/m	叶长 Leaf length (LL)/cm	叶宽 Leaf width (LW)/cm	单叶面积 Leaf area (LA)/cm ²	叶长宽比 LL/LW	比叶面积 Specific leaf area (SLA)/(cm ² /g)	比叶重 Specific leaf weight (SLM)/(mg/cm ²)
1 155	4.50±0.31a	0.47±0.03a	2.23±0.18a	9.65±0.13a	30.44±0.57a	32.87±0.62b
1 227	4.50±0.10a	0.40±0.00ab	1.69±0.07b	11.25±0.25a	26.61±2.09ab	37.68±3.59ab
1 332	3.63±0.41ab	0.37±0.03bc	1.35±0.25bc	9.92±0.65a	25.67±0.46ab	38.08±3.21ab
1 533	3.57±0.18b	0.33±0.03bc	1.20±0.18bc	10.81±0.56a	24.19±0.95b	38.99±0.72ab
2 137	3.43±0.23b	0.30±0.00c	1.03±0.07c	11.44±0.78a	22.35±2.39b	45.84±5.14a

注:同列不同小写字母表示海拔间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$)。下同。
Note: The different lowercase letters within same column indicate significant difference among altitudes at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.

表 2 不同海拔黄花软紫草生长特性

Table 2 Growth characteristics of *A. guttata* at different altitudes

海拔 Altitude/m	株高 Plant height (PH)/cm	根长 Root legth (RL)/cm	地上生物量 Shoot biomass (SB)/g	根生物量 Root biomass (RB)/g	总生物量 Total biomass (TB)/g	根冠比 R/S
1 155	21.23±0.23a	23.00±2.52a	1.28±0.03a	1.81±0.12a	3.09±0.15a	1.41±0.07b
1 227	20.20±2.45ab	21.67±1.20a	1.14±0.06ab	1.98±0.16a	3.12±0.21a	1.73±0.08ab
1 332	20.17±1.39ab	24.73±1.75a	0.99±0.08bc	1.95±0.08a	2.94±0.13ab	1.99±0.15a
1 533	19.93±0.28ab	25.27±0.82a	1.01±0.03bc	1.85±0.11a	2.86±0.09ab	1.84±0.15ab
2 137	16.37±0.38b	23.33±0.98a	0.87±0.04c	1.64±0.08a	2.51±0.07b	1.89±0.17a

2.3 海拔对黄花软紫草叶片光合色素含量的影响

叶绿素是光合作用的重要色素,其含量能反映植物光合能力状况。表 3 显示,黄花软紫草叶片光

合色素含量及其比值均受海拔显著影响($P < 0.05$)。其中,叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、总叶绿素(Chl t)含量均随海拔的升高不断降低,最低值(海

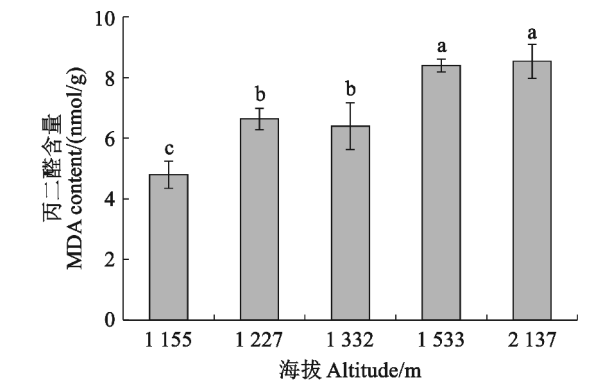
拔 2 137 m 处)相比最高值(海拔 1 155 m 处)分别显著降低了 42.95%、47.06%、43.50% ($P<0.05$);类胡萝卜素含量、类胡萝卜素/叶绿素则随着海拔的升高而增加,在海拔 2 137 m 处达到最大值,相比最低值(海拔 1 155 m 处)分别显著升高了 52.38%、163.64%;叶绿素 a/b(Chl a/b)在海拔 1 155~1 533 m 范围内变化并不显著,但在 2 137 m 处显著高于其他海拔 35.83%~105.66% ($P<0.05$)。

表 3 不同海拔黄花软紫草光合色素含量

Table 3 Photosynthetic pigment contents of <i>A. guttata</i> at different altitudes						
海拔 Altitude/m	叶绿素 a Chl a/(mg/g)	叶绿素 b Chl b/(mg/g)	类胡萝卜素 Car/(mg/g)	总叶绿素 Chl t/(mg/g)	类胡萝卜素/叶绿素 Car/Chl t	叶绿素 a/b Chl a/b
1 155	1.49±0.10a	0.51±0.03a	0.21±0.03b	2.00±0.07a	0.11±0.01b	2.93±0.35b
1 227	1.16±0.02b	0.41±0.02b	0.22±0.02b	1.57±0.04b	0.14±0.02b	2.12±0.17b
1 332	1.10±0.09b	0.35±0.01bc	0.24±0.01ab	1.45±0.09b	0.17±0.02b	3.21±0.33b
1 533	0.87±0.06c	0.28±0.00c	0.30±0.06ab	1.15±0.06c	0.26±0.04a	3.06±0.17b
2 137	0.85±0.02c	0.27±0.03c	0.32±0.00a	1.13±0.03c	0.29±0.01a	4.36±0.49a

2.4 海拔对黄花软紫草叶片丙二醛含量的影响

MDA 是植物细胞膜脂过氧化产物,其含量与细胞膜脂过氧化程度呈正相关关系。图 1 显示,黄花软紫草叶片 MDA 含量随海拔升高呈显著上升趋势,在海拔 2 137 m 处达到最高值,其 MDA 含量比最低值(1 155 m 处)显著增加了 78.18% ($P<0.05$)。这表明随着海拔升高,黄花软紫草受到的氧化胁迫增强,膜脂过氧化程度加剧。



不同小写字母表示海拔间在 0.05 水平差异显著 ($P<0.05$)。下同。
图 1 不同海拔黄花软紫草丙二醛(MDA)含量
The different lowercase letters indicate significant difference among altitudes at 0.05 level ($P<0.05$).
The same as below.

Fig.1 MDA content in *A. guttata* at different altitudes

2.5 海拔对黄花软紫草叶片可溶性渗透调节物质含量的影响

脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(SP)、可溶性糖(SS)是植物体内的主要渗透调节物质,在植物抵御逆境的过程中发挥着重要作用。由图 2 可知,黄花软紫草叶片可溶性渗透调节物质含量受海拔显著影响 ($P<0.05$)。其中,叶片 Pro、SP、SS 含量均在海拔 1 155 m 处最低,与其余海拔间大多差异显著;Pro 和 SS 含量随

着海拔升高而呈增加趋势,均在海拔 2 137 m 处达到最大值,相比海拔 1 155 m 处分别显著增加了 289.67%和 147.51% ($P<0.05$);SP 含量随着海拔升高的呈现出先升后降的趋势,在海拔 1 332 m 处达到最大值,分别比海拔 1 155 和 2 137 m 处显著升高 25.43%和 15.44% ($P<0.05$)。

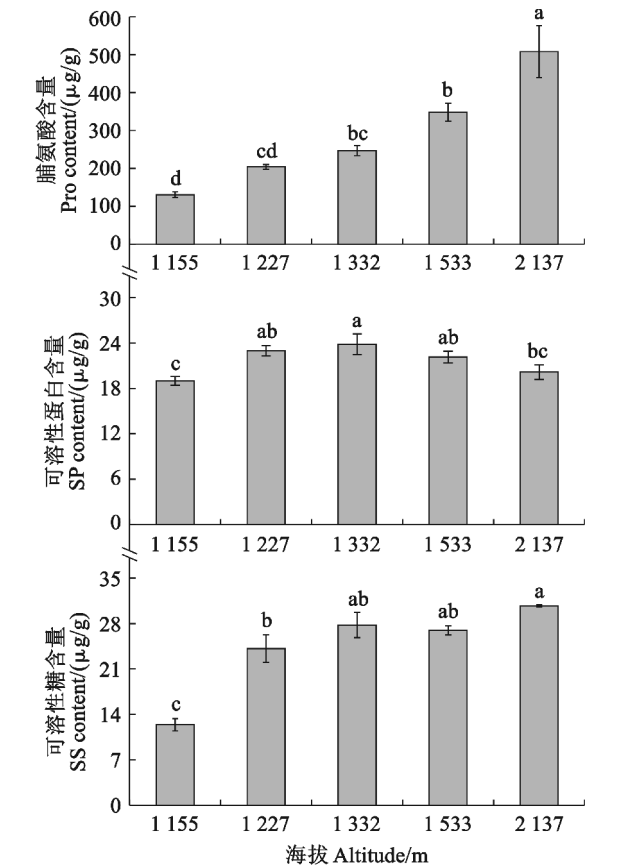


图 2 乌什县不同海拔黄花软紫草叶片可溶性渗透调节物质含量
Fig.2 Contents of the soluble osmotic substances in leaves of *A. guttata* at different altitudes

2.6 海拔对黄花软紫草叶片抗氧化酶活性的影响

植物在逆境下通过增强抗氧化酶活性以清除过量活性氧。根据图 3 可知,除 POD 外,黄花软紫草叶片抗氧化酶活性在海拔 1 332~2 137 m 间并无显著差异,但总体表现为高海拔高于低海拔。其中,叶片 APX 和 POD 活性随海拔的升高而增强,均在海拔 2 137 m 处达到最大值,与最低值(海拔 1 155 m 处)相比分别显著增加了 245. 00%和 387. 15% ($P<0. 05$);SOD、CAT 活性在不同海拔间的变化趋势并不一致,但总体仍呈上升趋势,均在较高海拔地区表现出更强的活性。

SOD 活性在海拔 1 332~2 137 m 内变化不显

著,但均显著高于较低海拔 1 155 m 和 1 227 m($P<0. 05$);CAT 活性则在海拔 1 227~2 137 m 范围内均无显著变化,但显著高于最低海拔 1 155 m($P<0. 05$)。这表明高海拔地区的环境条件可能刺激促进黄花软紫草抗氧化酶活性增强,以此应对不利环境所造成的氧化胁迫。

2.7 黄花软紫草生长指标与生理指标间的关系

相关性分析结果(图 4)显示,黄花软紫草 MDA、Pro、SS 与 Car 含量、Car/Chl t 比值和抗氧化酶(APX、CAT、POD、SOD)活性呈显著正相关关系($P<0. 05$),它们与 Chl a、Chl b 和 Chl t 含量以及 LA 和 SLA 呈显著负相关关系($P<0. 05$)。

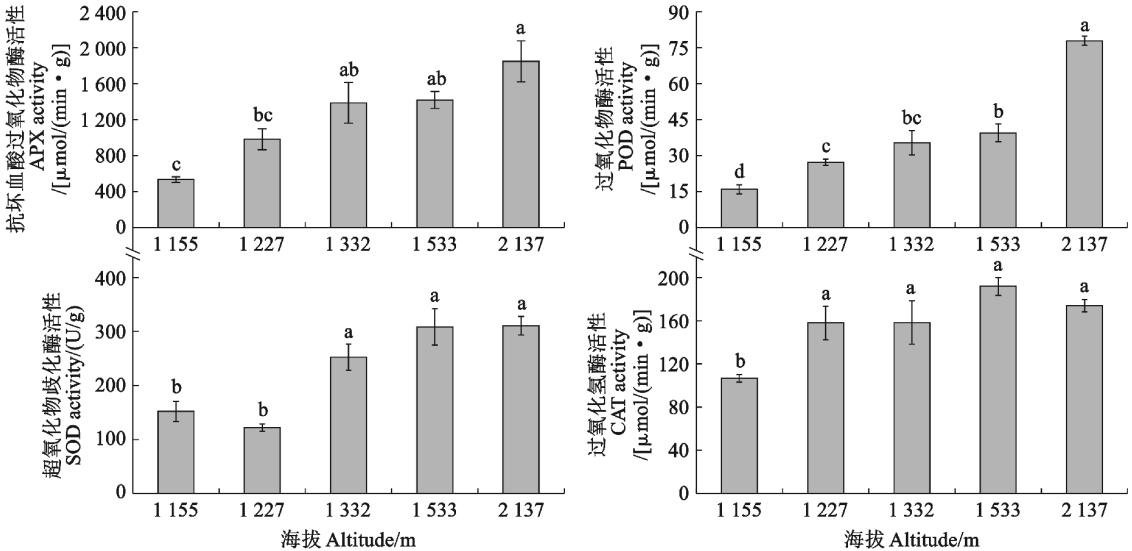
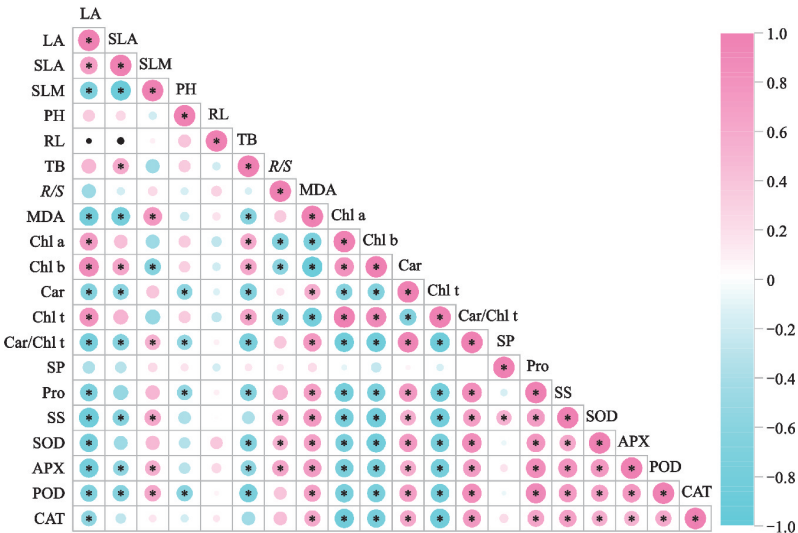


图 3 不同海拔黄花软紫草叶片抗氧化酶活性
Fig. 3 Antioxidant enzyme activities in leaves of *A. guttata* at different altitudes



* 表示显著性相关($P<0. 05$)。
图 4 不同海拔黄花软紫草生长及生理指标相关性分析
* indicates significant correlation ($P<0. 05$).
Fig. 4 Correlation analysis of growth and physiological indexes of *A. guttata*

从以上结果可以看出,不同海拔间黄花软紫草抗氧化酶活性、可溶性渗透物质含量的变化与生长指标、膜脂过氧化程度的变化密切相关。这说明不利环境在使黄花软紫草生长受到抑制、膜脂过氧化程度加剧的同时,也促使其改变生活策略、启动渗透调节和抗氧化酶系统,以抵御不良环境带来的伤害。

3 讨 论

叶片作为植物进行光合、呼吸和蒸腾作用的重要部位,受外界环境变化的影响最大,叶片性状的变化与植物生存策略密切相关^[2,16,18]。SLA、SLM 变化趋势反映了植物利用环境资源及保存养分的能力^[19]。一般认为,在较低海拔处,植物通常会具有更高的 SLA,有利于提高光合速率,获取更多资源,提高种间竞争能力^[19-20]。而随着海拔升高,气温降低,植物叶片增厚有利于保温;同时高海拔地区土温较低,会限制根系对水分的吸收,使植物受到逐渐增强的水分胁迫,SLA 减小有利于减少水分散失^[16,21]。另一方面,高海拔地区紫外辐射更为强烈,SLM 增加有助于降低强光辐射对叶片造成的伤害^[20]。因此,前人研究认为,随着海拔升高,环境逐渐恶劣,植物叶片 SLA 降低,SLM 增加,将大部分物质用于构建保卫结构,有利于植物在高海拔地区的存活^[16]。这在本研究中得到证实,即随着海拔升高,黄花软紫草 LA 和 SLA 减小,SLM 增加(表 1)。这表明随着海拔的升高,环境愈加恶劣,黄花软紫草调整资源利用策略,通过更小更厚的叶片以适应不利环境。

海拔变化往往会引起光照、紫外辐射、温度、降水量、大气压等环境因素发生一系列变化,植物生长特征和生物量积累是植物对环境条件的直观反映,当植物受到环境因子限制时,会通过改变自身形态以适应环境变化^[1]。本研究发现,黄花软紫草的 PH、SB、TB 在海拔 1 155 m 处最大,而随着海拔的升高降低(表 2)。这与邓小红等^[1]对不同海拔钩藤的研究结果一致,说明低海拔生境更有利于黄花软紫草生长,海拔升高对其同化物积累造成了不利影响,抑制其生长。植物生物量的分配策略与环境变化密切相关,不仅反映了对地上资源(光照和 CO₂ 等)和地下资源(水分和养分等)的平衡关系,也反映了植物对环境变化的适应策略。当植物面临水分吸收困难的环境时,会减少地上部分生物量的分配以保证水分和矿物质的传输,并增大根部生物量的比例以促进对水分和营养的吸收^[22-23];而在水分较为充足的条件下,植物则会将更多的生物量分配于地

上部分,有利于更好的种群繁殖^[24]。本研究中黄花软紫草 R/S 最低值出现在海拔 1 155 m 处(表 2),这表明低海拔处的水分相对充足,更有利于其生存和种群繁殖,而随着海拔升高,获取水分的难度加大,黄花软紫草将更多的同化产物分配到地下部分以适应土壤水分短缺的变化。

植物光合色素的合成受光照条件的调控,与植物的光合特性息息相关,并进一步影响植物的生长和有机物的积累^[25]。本研究中,黄花软紫草的 Chl a、Chl b 最大值均出现在海拔 1 155 m 处(表 3),这说明低海拔的生境条件也更有利于黄花软紫草叶绿素的合成,能更好地吸收、转换和利用光能;而随着海拔升高,黄花软紫草的 Chl a、Chl b 含量均呈下降趋势(表 3),这与前人对不同海拔钩藤^[1]和野生古茶树(*Camellia sinensis*)^[5]的研究结果一致。这可能是由于高海拔地区的强光辐射加剧了叶绿素的光氧化,抑制了叶绿素的合成^[26],同时叶绿素含量降低也有利于缓解过剩的光能对光合系统产生负面影响^[1]。许多报道指出,高海拔地区不利的环境因素会引起 Chl a/b 升高^[4,26-27],这与本研究中黄花软紫草 Chl a/b 随着海拔升高而增大的结果(表 3)一致。有报道指出 Chl a 主要参与光能的转换利用,而叶绿素 b 主要参与光能的捕获,Chl a/b 较大的植物可以更好利用光能,因而更适应于高海拔地区的强光环境^[28]。也有观点认为,在低温和强辐射等条件下,Chl b 的降解速度比 Chl a 更快,随着海拔升高,气温降低、光照增强,导致高海拔地区的植物 Chl a/b 升高^[26]。因此,本研究中黄花软紫草 Chl a/b 升高可能是其对不同海拔差异性环境长期适应的结果。Car 是叶绿体中的一种辅助色素,在植物细胞中具有光保护、抗氧化等功能,在逆境下参与植物体内活性氧的清除,它的氧化酶解的产物也是植物重要激素脱落酸(ABA)的合成前体^[29-30]。因此,Car 含量高低与植物抗逆性有关。本研究中,黄花软紫草的 Car 含量与 Car/Chl t 值随着海拔升高而增加(表 3),相关性分析亦显示 Car 含量、Car/Chl t 比值与 MDA 含量呈显著正相关关系(图 4)。这表明黄花软紫草可能通过提高 Car 含量以缓解高海拔地区不利生存条件所造成的氧化胁迫。

MDA 是植物遭受氧化胁迫后膜脂氧化的产物之一,其含量反映了细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境反应的强弱,MDA 质量浓度越大,叶片受到的损伤程度就越大^[3,31]。前人对茶树^[5]和报春花(*Primula malacoides*)^[3]的研究中均认为,随海拔

升高,植物生长环境发生剧烈变化,植物细胞受到损伤,膜脂过氧化加剧,从而导致MDA含量增加。这与本研究中黄花软紫草MDA含量随海拔升高而增加的结果(图1)一致,表明海拔升高引起的不利环境使黄花软紫草受到氧化胁迫,加剧了膜脂过氧化程度,而低海拔处黄花软紫草叶片MDA含量最低,叶片受到的伤害最小。

SS、Pro和SP是植物体内的可溶性渗透调节物质,其主要作用是降低细胞液渗透势,并参与自由基清除,稳定细胞膜,因此植物在不利条件下通常会通过提高体内渗透调节物质含量以保持细胞稳态^[32]。例如,干旱逆境下的小麦(*Triticum aestivum*)通过提高叶片中的Pro、SS和SP含量提高细胞膜的稳定性^[33],两色金鸡菊(*Coreopsis tinctoria*)也会通过提高Pro、SS和SP含量增强其耐盐性^[34]。本研究中黄花软紫草Pro和SS含量随着海拔升高而升高(图2),与尹鹏等^[3]对不同海拔报春花的研究结果一致。这是因为随着海拔升高,植物需要适应多种生态因子发生变化造成的环境压力^[35-36]。此外,Pro参与植物体内的渗透调节,还具有清除活性氧的功能,可在一定程度上维持生物大分子结构的稳定性。SS是合成有机物质的碳架和能量来源,对细胞膜和原生质胶体具有重要的稳定作用,两者均对蛋白质有一定的保护作用,兼做酶的保护剂^[37]。本研究相关性分析(图4)亦显示,Pro和SS含量与抗氧化酶活性呈显著正相关关系。因此,黄花软紫草Pro和SS含量的增加可能也在一定程度上对抗氧化酶起到保护作用。另外,本研究中黄花软紫草SP含量随海拔变化呈单峰模式(图2),这与卢月娅^[38]对不同海拔椭圆叶花锚(*Halenia elliptica*)的研究结论相似。出现这种变化可能是由于在海拔1155~1332m范围内,随着海拔升高,黄花软紫草通过增加SP含量以应对环境的变化,而随海拔进一步升高,高海拔地区强烈的UV-B辐射可对蛋白质合成酶产生不利影响,而蛋白质水解酶的活性增强将蛋

白质分解成氨基酸,从而降低了黄花软紫草体内的SP含量。

植物抗氧化酶系统是抵御活性氧毒性影响的保护系统,可维持活性氧稳态,并参与植物对环境胁迫适应中活性氧依赖的信号转导,SOD、POD、CAT和APX是植物酶促抗氧化系统中重要的抗氧化酶,其活性变化反映了植物氧化损伤程度,是研究植物非生物胁迫的关键指标^[7]。SOD中的金属离子从超氧化物阴离子接受电子,并传递电子形成O₂和H₂O₂,以减少氢氧自由基的形成^[7,39];POD、CAT和APX等则将H₂O₂转变为水和分子氧^[40],以此维持植物在不利环境下的正常生理活动。高海拔地区的强辐射、干旱和低温环境会引起植物体内活性氧的增加,当活性氧过多不能及时清除时,植物体内会因活性氧积累而产生氧化伤害,高海拔地区的植物叶片通常会有更高的抗氧化酶活性以应对氧化胁迫^[5,16]。这与本研究中黄花软紫草的APX、POD、SOD和CAT活性均随海拔升高而增强的结果(图3)一致,表明随着海拔升高,生存环境愈发恶劣,黄花软紫草通过启动抗氧化酶系统以应对不利环境造成的氧化胁迫,维持正常的生理活动。

4 结 论

黄花软紫草的SB、TB、PH、SLA和Chl a、Chl b、Chl t含量最大值均出现在最低海拔1155m处,表明低海拔生境更有利于黄花软紫草的生长和生物量积累。黄花软紫草的生长随着海拔升高而受到抑制,LA和SLA减小,叶绿素含量降低,并且MDA含量显著升高;同时,黄花软紫草的SLM和R/S升高,Car含量、Car/Chl t比值以及Pro和SS含量增加,抗氧化酶活性增强。黄花软紫草生长所遭受的胁迫随着海拔升高而加重,导致其细胞膜脂过氧化程度加剧和生物量积累减少,但其可以通过改变生活策略、启动渗透调节和抗氧化酶系统以抵御不良环境带来的伤害,这是黄花软紫草适应高海拔环境的响应机制。

参考文献:

- [1] 邓小红,姬拉拉,熊露露,等.不同海拔对钩藤生长及生物碱含量的影响[J].植物生理学报,2020,56(10):2095-2102.
DENG X H,JI L L,XIONG L L,et al. Effects of different altitudes on growth and alkaloid content of *Uncaria rhynchophylla* [J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(10): 2095-2102.
- [2] 邢红爽,冯秋红,史作民,等.青藏高原东缘川滇高山栎和西南花楸叶片性状对海拔的响应[J].应用生态学报,2024,35(3):606-614.
XING H S,FENG Q H,SHI Z M,et al. Responses of leaf traits to altitude in *Quercus aquifolioides* and *Sorbus rehderiana* on the eastern edge of the Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(3): 606-614.
- [3] 尹鹏,黄娇,廖金花,等.峨眉山不同海拔迎阳报春花的生理

特性[J]. 暨南大学学报(自然科学与医学版), 2019, 40(6): 550-555.

YIN P, HUANG J, LIAO J H, *et al.* Resistance physiology of *Primula oreodoxa* Franch at different altitudes in Mountains E'mei[J]. *Journal of Jinan University* (Natural Science & Medicine Edition), 2019, 40(6): 550-555.

[4] 黄晓霞,唐探,姜永雷,等. 滇西北玉龙雪山急尖长苞冷杉不同海拔的生理特性变化[J]. 浙江林业科技, 2015, 35(1): 40-44.

HUANG X X, TANG T, JIANG Y L, *et al.* Physiological characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes in Yulong snow mountain[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2015, 35(1): 40-44.

[5] 王菲,王志超,程小毛,等. 千家寨野生古茶树对不同海拔的生理响应[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2021, 36(3): 500-506.

WANG F, WANG Z C, CHENG X M, *et al.* Physiological responses of ancient wild tea tree at different altitudes in Qianjiazhai[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University* (Natural Science), 2021, 36(3): 500-506.

[6] 吴炜,高小明,胡娟娟,等. 北缘油茶对不同海拔生境的生理响应[J]. 安徽农业大学学报, 2019, 46(4): 655-659.

WU W, GAO X M, HU J J, *et al.* Physiological responses of northern *Camellia oleifera* to the habitats in different altitudes[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2019, 46(4): 655-659.

[7] NADARAJAH K K. ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(15): 5208.

[8] 阿卜杜拉·玉苏普,周丽楠,郭远强,等. 黄花软紫草的多糖成分及其抗病毒活性研究[J]. 南开大学学报(自然科学版), 2022, 55(1): 86-91.

ABDULLAH Y S F, ZHOU L N, GUO Y Q, *et al.* Studies on polysaccharide from *Arnebia guttata* Bunge and its antiviral activity[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nan-kaiensis*, 2022, 55(1): 86-91.

[9] 文娥,刘文辉,宋海龙,等. 新疆哈密地区野生黄花软紫草的资源调查[J]. 中国现代中药, 2016, 18(11): 1479-1483.

WEN E, LIU W H, SONG H L, *et al.* Resource investigation of *Arnebia guttata* Bunge in Hami District of Xinjiang[J]. *Modern Chinese Medicine*, 2016, 18(11): 1479-1483.

[10] 丁文欢,燕雪花,葛亮,等. HPLC法测定新疆软紫草属4种植物根中萘醌类成分[J]. 中成药, 2019, 41(4): 936-939.

DING W H, YAN X H, GE L, *et al.* Determination of naphthoquinones in the roots of four species of *Lithospermum* in Xinjiang by HPLC[J]. *Chinese Traditional Patent Medicine*, 2019, 41(4): 936-939.

[11] ZHAO X R, ZHOU Y L, WANG L Y, *et al.* Shikonin alleviates the biotoxicity produced by pneumococcal pneumolysin[J]. *Life Sciences*, 2017, 177: 1-7.

[12] TONG Y N, CHUAN J L, BAI L, *et al.* The protective effect of shikonin on renal tubular epithelial cell injury induced by high glucose[J]. *Biomedicine & Pharmacothera-*

pie, 2018, 98: 701-708.

[13] 乌什县人民政府. 乌什县概况[EB/OL](2019-12-29) [2024-2-19]. <https://www.ws.gov.cn/wsgk/xzqh/index.html>.

[14] 丁文欢,李洁,张雪佳,等. 新疆紫草、黄花软紫草 HPLC 指纹图谱建立及化学模式识别分析[J]. 中成药, 2022, 44(10): 3220-3224.

DING W H, LI J, ZHANG X J, *et al.* Establishment of HPLC fingerprints and chemical pattern recognition for analysis of *Arnebia euchroma* and *Arnebia guttata* [J]. *Chinese Traditional Patent Medicine*, 2022, 44(10): 3220-3224.

[15] 乌什县人民政府. 自然地理[EB/OL]. <https://www.ws.gov.cn/wsgk/zrdlgk/index.html>.

[16] 郑梦娜,贾傲,陈之光,等. 青藏高原矮火绒草(*Leontopodium nanum*)叶片性状对海拔高度变化的响应[J]. 生态学报, 2022, 42(24): 10305-10316.

ZHENG M N, JIA A, CHEN Z G, *et al.* Responses of leaf traits of *Leontopodium nanum* to altitude changes on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(24): 10305-10316.

[17] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 95-100.

[18] ZHANG Z J, WANG X, GUO S J, *et al.* Divergent patterns and drivers of leaf functional traits of *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* plantations along a precipitation gradient in the Loess Plateau, China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2023, 348: 119318.

[19] 孙俊,李锦隆,吴雅静,等. 冬季大龙山林下植物叶片性状与光合特征间的关系[J]. 沈阳农业大学学报, 2023, 54(3): 266-274.

SUN J, LI J L, WU Y J, *et al.* The relationships between leaf traits and photosynthesis characteristics of understory plant at Dalongshan in winter[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2023, 54(3): 266-274.

[20] 贾贤德,吕海英,巫利梅,等. 天山野果林准噶尔山楂叶片功能性状及解剖结构对海拔的响应[J]. 植物科学学报, 2024, 42(2): 150-159.

JIA X D, LÜ H Y, WU L M, *et al.* Response of leaf functional traits and anatomical structure to Altitude in *Crataegus songarica* in Tianshan wild fruit forest[J]. *Plant Science Journal*, 2024, 42(2): 150-159.

[21] 贾傲,郑梦娜,陈之光,等. 青藏高原雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)叶片性状对海拔的响应[J]. 生态学杂志, 2023, 42(4): 769-779.

JIA A, ZHENG M N, CHEN Z G, *et al.* Altitudinal variations of leaf traits of *Potentilla nivea* in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, 42(4): 769-779.

[22] LIU X S, NIE Y Q, KONG G Q, *et al.* Contrasting changes in above- and below-ground biomass allocation across treeline ecotones in southeast Tibet[J]. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(11): 2036-2045.

[23] 杨建霞,毛宁,张雪娟,等. 沼液施用对于旱胁迫下玉米幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(8):

1323-1331.

YANG J X, MAO N, ZHANG X J, *et al.* Effects of biogas slurry application on physiological characteristics and growth of maize seedlings under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(8): 1323-1331.

[24] FAN L L, DING J X, MA X X, *et al.* Ecological biomass allocation strategies in plant species with different life forms in a cold desert, China[J]. *Journal of Arid Land*, 2019, 11(5): 729-739.

[25] 魏静, 谭星, 闫瑞, 等. 引种鸡爪槭光合特性及叶片呈色对异质生境的响应[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2024, 46(2): 125-138.

WEI J, TAN X, YAN R, *et al.* Responses of leaf color and photosynthetic characteristics to heterogeneous habitats in introduced *Acer palmatum* [J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2024, 46(2): 125-138.

[26] 蔡金桓, 薛立. 高山植物的光合生理特性研究进展[J]. 生态学杂志, 2018, 37(1): 245-254.

CAI J H, XUE L. Advances on photosynthesis characteristics of alpine plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(1): 245-254.

[27] 王菲. 千家寨不同海拔野生古茶树叶片生理生态特性及遗传多样性研究[D]. 昆明: 西南林业大学, 2021

[28] 白宇清, 谢利娟, 王定跃. 不同遮荫、土壤排水处理对毛棉杜鵑幼苗生长及光合特性的影响[J]. 林业科学, 2017, 53(2): 44-53.

BAI Y Q, XIE L J, WANG D Y. Influences of different shading and soil water drainage on growth and photosynthetic characteristics of *Rhododendron moulmainsense* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(2): 44-53.

[29] YANG F W, FENG X Q. Absciscic acid biosynthesis and catabolism and their regulation roles in fruit ripening[J]. *Phyton*, 2015, 84(2): 444-453.

[30] 赵冬兰, 赵凌霄, 刘洋, 等. 基于 RNA-seq 的甘薯芽变株系类胡萝卜素基因代谢差异分析[J]. 作物学报, 2023, 49(12): 3239-3249.

ZHAO D L, ZHAO L X, LIU Y, *et al.* Relative expression profile of the related genes with carotenoids metabolism in sweetpotato(*Ipomoea batatas*) based on RNA-seq data[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(12): 3239-3249.

[31] 侯汶君, 麻冬梅, 张玲, 等. 叶面喷施表油菜素内酯对湖南稷子耐盐性的调控作用[J]. 西北植物学报, 2024, 44(4): 517-528.

HOU W J, MA D M, ZHANG L, *et al.* Modulation of salt tolerance in *Echinochloa frumentacea* by foliar spraying of epibrassinolide[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(4): 517-528.

[32] 陈运梁, 邹竹荣, 杨双龙. 外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下小桐子幼苗渗透调节和脯氨酸代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(5): 794-804.

CHEN Y L, ZOU Z R, YANG S L. Effect of exogenous methyl jasmonate on osmotic adjustment capacity and proline metabolism of *Jatropha curcas* seedlings under salt stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(5): 794-804.

[33] RU C, HU X T, CHEN D Y, *et al.* Photosynthetic, antioxidant activities, and osmoregulatory responses in winter wheat differ during the stress and recovery periods under heat, drought, and combined stress[J]. *Plant Science: An International Journal of Experimental Plant Biology*, 2023, 327: 111557.

[34] JIANG H, LI Z Y, JIANG X M, *et al.* Effects of salt stress on photosynthetic fluorescence characteristics, antioxidant system, and osmoregulation of *Coreopsis tinctoria* Nutt. [J]. *Hort Science*, 2021, 56(9): 1066-1072.

[35] RAHMAN I U, HART R, AFZAL A, *et al.* Ecophysiological plasticity and cold stress adaptation in Himalayan alpine herbs: *Bistorta affinis* and *Sibbaldia procumbens* [J]. *Plants*, 2019, 8(10): 378.

[36] FARIASZEWSKA A, APER J, VAN HUYLENBROECK J, *et al.* Mild drought stress-induced changes in yield, physiological processes and chemical composition in *Festuca*, *Lolium* and *Festulolium* [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2017, 203(2): 103-116.

[37] 钱玥, 李思源, 饶良懿. 盐碱胁迫对菊芋渗透调节及抗氧化酶系统的影响[J]. 干旱区研究, 2023, 40(9): 1465-1471.

QIAN Y, LI S Y, RAO L Y. Effects of saline-alkali stress on organic osmoregulatory substances and antioxidant enzyme systems of *Helianthus tuberosus* [J]. *Arid Zone Research*, 2023, 40(9): 1465-1471.

[38] 卢月娅. 不同海拔梯度下椭圆叶花锚的适应机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.

[39] KAPOOR D, SINGH S, KUMAR V, *et al.* Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS) [J]. *Plant Gene*, 2019, 19: 100182.

[40] CAI Z C, LIU X H, CHEN H, *et al.* Variations in morphology, physiology, and multiple bioactive constituents of *Lonicera japonica* Flos under salt stress[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 3939.