

海拔梯度对高原湿地植物形态和生理学效应研究

李娟¹, 林萍^{1*}, 董瑜², 郭绪虎²

(1. 西南林业大学园林学院, 昆明 650224; 2. 西南林业大学环境科学与工程学院, 昆明 650224)

摘要: 研究了纳帕海高原湿地 4 种常见的多年生水生植物经移栽至不同海拔后, 在生长过程中的生长状况、叶绿素、可溶性糖、游离脯氨酸(Pro)含量、过氧化物酶(POD)活性的变化及其生理特性。结果表明, 水葱(*Scirpus validus*)、荸荠(*Heleocharis dulcis*)、黑三棱(*Sparganium stoloniferum*)和茭草(*Zizania latifolia*)的生长状况随着海拔的降低均有所改善, 其中, 4 种湿地植物的株高随海拔的降低均有所升高, 水葱和荸荠的茎粗随海拔的降低均呈现增粗的趋势, 黑三棱和茭草的叶片宽度也随海拔的降低有所增加; 4 种湿地植物的叶绿素($a+b$)含量随着海拔的降低均呈现不断下降的趋势; 4 种植物的可溶性糖和游离脯氨酸(Pro)含量随海拔的降低均有所下降; 荸荠、黑三棱和茭草的过氧化物酶(POD)活性随海拔的降低均呈下降趋势, 而水葱的过氧化物酶(POD)活性随着海拔的降低无显著变化, 黑三棱和茭草的过氧化物酶(POD)活性显著高于其它两种植物。可见, 4 种湿地植物的形态、生理特征对不同海拔生境的适应方式可能是通过多种途径实现的, 如形态特征、光合作用、抗寒物质代谢、抗氧化酶系统等随海拔梯度的变化而变化。这些不同的适应方式在不同的植物间既有共同规律, 又有着各自的特性。

关键词: 海拔梯度; 水生植物; 高原湿地; 生理指标

中图分类号: Q945. 79

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2013)04-0370-08

Effect of Morphology and Physiology of Wetland Plants on Plateaus at Different Altitudes

LI Juan¹, LIN Ping^{1*}, DONG Yu², GUO Xu-Hu²

(1. College of Landscape Architecture, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China;

2. College of Environmental Science and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: The growth status, chlorophyll content, soluble sugar and free proline content, and superoxide dismutase (POD) activities in four species of common perennial wetland plants transplanted to different altitude levels on the Napahai plateau wetland, and the physiological characteristics of the plants during growth were studied. The results showed that the growth status of *Scirpus validus*, *Heleocharis dulcis*, *Sparganium stoloniferum* and *Zizania latifolia* were improved as altitude decreased. Plant heights of the four wetland plant species tended to increase as altitude decreased. Both *S. validus* and *H. dulcis* exhibited widening stem length as altitude decreased. The leaf widths of *S. stoloniferum* and *Z. latifolia* tended to increase as altitude decreased. The chlorophyll($a+b$) contents of these wetland plants tended to decline as altitude decreased, as did soluble sugar and free proline content. POD activity in *H. dulcis*, *S. stoloniferum* and *Z. latifolia* decreased with decreasing altitude but showed no significant change in *S. validus*; POD activity in *S. stoloniferum* and *Z. latifolia* were much higher than the other two species. Therefore, the adaptive morphological and physiological characteristics of the four species to habitats at different altitudes had many approaches, such as variations in

收稿日期: 2012-12-05, 修回日期: 2013-05-08。

基金项目: 园林植物与观赏园艺省级重点学科项目; 园林植物与观赏园艺省高校重点实验室项目; 云南省科技创新人才计划项目(2012HC007); 国家自然科学基金项目(40971285); 西南林业大学仪器共享平台基金项目。

作者简介: 李娟(1988-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为水生植物生理学(E-mail: 373921681@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: lp2148@swfu.edu.cn)。

morphology, photosynthesis, metabolisms of cold-resisting substances and systems of anti-oxidative enzymes at different altitudes. The different adaptive approaches between the plants not only exhibited common rules, but also possessed their own characteristics.

Key words: Altitudinal gradient; Hydrophytes; Plateau wetland; Physiological index

水生植物是高原湿地植物的基础和构成要素,是多种因素长期相互作用的结果。它直接反映着湿地生态系统的发展方向,对高原湿地的生态平衡、塑造湿地景观特色具有重要作用^[1]。纳帕海湿地是许多高原湿地植物的汇集区,共包括 32 种水生植物,分别隶属 20 科,以挺水植物为主^[2]。其中,水葱(*Scirpus validus*)、茭草(*Zizania latifolia*)等是纳帕海湿地水生植被的优势种;黑三棱(*Sparganium stoloniferum*)是对纳帕海湿地环境变化较为敏感的物种之一;荸荠(*Heleocharis dulcis*)是在纳帕海湿地环境中生长范围较广且数量较多的物种之一。高原湿地植物是高原湿地环境条件质量好坏的重要指示剂,其对高原湿地的保护、生态评价与可持续发展有重要意义。近年来,由于人类活动加剧,深水性植物如水葱等数量明显减少;由于湖水变劣,耐污性的水生植物如茭草等大量出现。因此,充分了解高原湿地植物的形态、生理特性对构建湿地植物景观多样性和生态功能起着至关重要的作用^[2]。

不同的海拔梯度环境由于包含着温度、降雨量、光照强度、紫外辐射、大气压、土壤温度等诸多剧烈变化的环境因子,而使其成为研究高原湿地植物对气候变化响应的理想场所^[3,4]。不同海拔梯度生态环境的异质性,直接或间接地造成植物随海拔梯度的不同而表现出的形态、生理学上的差异性。一般而言,随着海拔升高,年均温降低、年均降雨量增多、光照强度增加、紫外辐射增强、土壤温度逐渐降低,从而对植物生长产生一定的影响。在不同海拔地区,植物随着海拔变化表现出生理特征的多样性^[5]。一般来说,高海拔处植物的株高、直径比低海拔处低,叶面积减小^[6]。Rada 等^[7]在对海拔 4200~4500 m 的香果树(*Emmenopterys henryi* Oliv.)的研究中显示,脯氨酸(Pro)含量随海拔升高而增加;韩发等^[8]发现,随着海拔的升高,矮蒿草(*Kobresia humilis*)叶片中可溶性糖含量和过氧化物酶活性(POD)均呈现升高的趋势。

目前,关于海拔梯度对湿地植物形态、生理效应的研究鲜有报道。本研究以生长于纳帕海高原湿地 4 种常见的水生植物为材料,分别栽植于不同海拔高度的环境中,研究海拔梯度对其形态、生理指标的影响,旨在揭示不同海拔生境下湿地植物的适应性生理机制,为湿地植物的合理开发利用提供形态、生理学方面的理论参考。

1 研究区域及自然概况

纳帕海高原湿地位于滇西北香格里拉县城西部纳帕海自然保护区,其地理坐标为 27°47'~27°55'N, 99°35'~99°40'E(图 1)。该地区气温年较差小,日较差大,长冬无夏,太阳辐射强度高,地处多雨区与少雨区的过渡带。拉市海湿地位于云南丽江纳西族自治州丽江市,其地理坐标为 26°51'~26°55'N, 100°06'~100°09'E。该地区气温年较差小,日差较大。每年 5~10 月为雨季,降水量占全年的 85% 以上。由于地处低纬度高原,终年太阳辐射较强。昆明位于云南省中部,其地理坐标为 25°02'11"N, 102°42'31"E。该地区夏无酷暑,冬无严寒,年温差为全国最小,日温差较大,紫外线强度高,夏季降水量占全年降水量的 60%。3 个地区自然概况详见表 1。

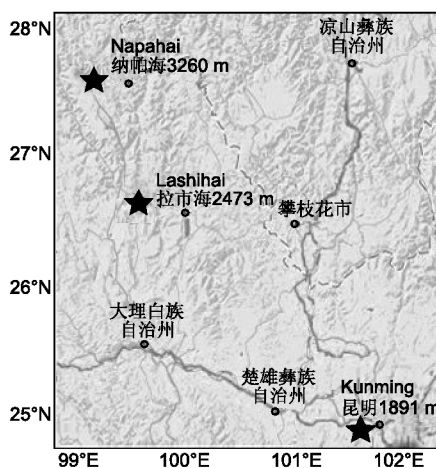


图 1 研究区域地理位置图

Fig. 1 Location map of the experimental regions

表 1 研究区域自然概况
Table 1 Nature surveys in the experimental regions

实验区域 Experimental regions	海拔高度 Altitude (m)	年均温 Annual mean temperature (°C)	9 月均温 Mean temperature in Sep. (°C)	年均降水量 Annual mean rainfall (mm)	9 月平均降水量 Mean rainfall in Sep. (mm)	气候类型 Climatic types
纳帕海 Napahai	3260	5.4	7.4	619.9	746.6	cmc
拉市海 Lashihai	2437	12.5	14.7	1000	1142.8	emc
昆明 Kunming	1891	15	20.3	584	599.3	smc

注: cmc – 寒温带季风气候; emc – 温带季风气候; smc – 亚热带季风气候。
Notes: cmc, Cold-temperate monsoon climate; emc, Extratropical monsoon climate; smc, Subtropical monsoon climate.

2 材料与方法

2.1 供试材料

以自然生长于香格里拉纳帕海湿地中常见的 4 种高原湿地植物为供试材料, 详见表 2。

表 2 供试材料
Table 2 Species used in the experiment

物种 Species	生境 Habitat	生活习性 Life form
莎草科 Cyperaceae		
藨草属 <i>Scirpus</i>		
水葱 <i>Scirpus validus</i> Vahl	lf, p, wl	ph, ep
荸荠属 <i>Heleocharis</i>		
荸荠 <i>Heleocharis dulcis</i> (Burm. F.) Trin. ex Henschel	lf, p, wl	ph, ep
黑三棱科 Sparganiaceae		
黑三棱属 <i>Sparganium</i>		
黑三棱 <i>Sparganium stoloniferum</i> (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz.	wl	ph, ep
禾本科 Gramineae		
菰属 <i>Zizania</i>		
茭草 <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf	lm	ph, ep

注: lf – 湖边; p – 池塘; wl – 湿地; lm – 湖沼; ph – 多年生草本; ep – 挺水植物。
Notes: lf, Lakefront; p, Pond; wl, Wetland; lm, Lacustrine marsh; ph, Perennial herb; ep, Emerged plant.

2.2 试验设计

于 2011 年 3 月, 分别在香格里拉纳帕海湿地公园、丽江拉市海湿地公园和昆明西南林业大学校园内建立相同规格(4 × 3 个)的试验样池, 小池规格为 288 cm × 165 cm × 55 cm。分别选择长势一致的 4 种供试植物从纳帕海湿地带土移栽至试验样池中, 移栽供试植物所用的土壤均为海拔 3260 m 处的纳帕海湿地沼泽土, 每个小池均种植约 200 株同种植物。试验样池中均采用当地的自来水浇灌, 设置相同深度的水位, 及时补充水分, 进行统

一标准管理。

于 2012 年 9 月初, 即植物的生长旺季, 从低海拔的昆明开始测定各项形态指标、采集试验材料。其中, 移栽至不同海拔试验样池内的 4 种植株均已适应生长一年以上。供试材料生长状况的测定, 以每个种植约 200 株同种植物的小池为一个重复组, 在同种植物的每个重复组中均采用等距随机抽样法选择 8 株进行测量, 取其平均值作为该植物的一个指标重复组, 取 3 个重复组的平均值作为该种植物生长状况的测定值。其中株高分别从分叶处及茎干出土处测量, 茎粗或叶宽选取茎或叶片最宽处用千分尺直接测量。

同时, 采集长势良好的水葱和荸荠的茎干以及黑三棱和茭草的叶片, 不同海拔地区的采集时间均为早晨 10 : 00 ~ 12 : 00, 用冷水洗净, 用滤纸吸干表面水分, 装入标记好的保鲜袋中并放入低温保鲜箱中, 带回昆明实验室放入 - 70 °C 低温冰箱中冷冻保存, 以备进行各项生理指标的测定。每个重复组里随机采集 4 株整株植物, 取 4 株植物所测定的生理指标的平均值作为该植物的一个指标重复组, 取 3 个重复组的平均值作为该植物生理指标的测定值。

2.3 测定方法

随机选取各重复小组生长状况良好、长势一致、照光均匀的茭草、黑三棱的叶片和水葱、荸荠的茎干, 用卷尺和电子数显外径千分尺分别同时测定同一株植物的株高、茎粗(水葱、荸荠)和叶宽(茭草、黑三棱)。

将从不同海拔采集回的植株于 2 d 后开始测定相关生理指标。光合色素含量的测定参照 Arnon 的方法^[9], 测定 663 nm、645 nm 的吸光值; 可溶性糖含量采用蒽酮比色法^[10]测定; 游离脯氨酸

含量采用磺基水杨酸提取，茚三酮比色法^[11]测定；过氧化物酶(superoxide dismutase, POD)活性采用愈创木酚法^[12]测定，以每分钟 470 nm 处吸光度变化 0.1 为一个酶活力单位(U)。

2.4 数据处理

数据统计主要运用 Spss17.0 软件进行双因素方差分析(two-way ANOVA)，差异显著性采用新复极差法(Duncan's)进行检验。

3 结果与分析

3.1 海拔梯度对 4 种湿地植物生长状况的影响

不同海拔的植物为适应其特殊环境而在形态学上发生了相应的改变，即植物的表型(如株高、茎粗或叶宽)会在不同的生境下发生适应性变化^[4]。

3.1.1 海拔梯度对 4 种湿地植物株高的影响

在昆明和拉市海湿地水葱的株高分别是纳帕海湿地的 1.18 倍($p = 0.000$)和 1.07 倍($p = 0.001$)；在昆明和拉市海湿地荸荠的株高分别是纳帕海湿地的 1.12 倍($p = 0.000$)和 1.07 倍($p = 0.013$)；在昆明和拉市海湿地黑三棱的株高分别是纳帕海湿地的 1.28 倍($p = 0.000$)和 1.22 倍($p = 0.000$)；在昆明茭草的株高分别是纳帕海湿地和拉市海湿地的 1.17 倍($p = 0.000$)和 1.14 倍($p = 0.000$)(见表 3)。该结果显示，随海拔的降低 4 种湿地植物的株高均有所升高，这表明植物在

适应不同海拔环境生长过程中其株高发生了适应性的变化，即海拔越高，4 种湿地植物株高越低。

3.1.2 海拔梯度对 4 种湿地植物茎粗(叶宽)的影响

4 种湿地植物的茎粗(叶宽)随海拔的降低均呈现上升趋势(表 4)。其中，在昆明和拉市海湿地水葱的茎粗分别是纳帕海湿地的 1.39 倍($p = 0.000$)和 1.22 倍($p = 0.000$)；在昆明和拉市海湿地荸荠的茎粗分别是纳帕海湿地的 1.85 倍($p = 0.000$)和 1.47 倍($p = 0.004$)；在昆明和拉市海湿地黑三棱的叶宽分别是纳帕海湿地的 2.02 倍($p = 0.000$)和 1.65 倍($p = 0.000$)；在昆明和拉市海湿地茭草的叶宽分别是纳帕海湿地的 1.22 倍($p = 0.017$)和 1.15 倍($p > 0.05$)。以上结果显示，随着海拔的降低，4 种湿地植物的茎粗(叶宽)均有所升高，这表明海拔越高，4 种植株的茎干越细、叶片越窄。

3.2 海拔梯度对 4 种湿地植物叶绿素(a+b)含量的影响

4 种湿地植物的叶绿素(a+b)含量均随着海拔的降低而降低(表 5)。其中，在纳帕海湿地水葱的叶绿素(a+b)含量分别是昆明和拉市海湿地的 1.45 倍($p = 0.000$)和 1.12 倍($p = 0.042$)；在纳帕海湿地荸荠的叶绿素(a+b)含量分别是昆明和拉市海湿地的 1.3 倍($p = 0.002$)和 1.18 倍($p = 0.015$)；在纳帕海湿地黑三棱的叶绿素(a+b)

表 3 不同海拔梯度 4 种湿地植物株高的比较
Table 3 Height comparisons between the four wetland plant species growing at different altitudes

海拔 Altitudes (m)	株高 Plant height (cm)			
	水葱 <i>Scirpus validus</i>	荸荠 <i>Heleocharis dulcis</i>	黑三棱 <i>Sparganium stoloniferum</i>	茭草 <i>Zizania latifolia</i>
3260	180.25 ± 2.94c	72.12 ± 0.93c	74.00 ± 3.02b	166.675 ± 1.66b
2437	194 ± 2.25b	77.37 ± 1.16b	90.375 ± 2.212a	170.625 ± 2.75b
1891	214.125 ± 1.55a	81.37 ± 1.82a	94.87 ± 1.05a	195.625 ± 3.89a

注：同列标有不同小写字母表示差异在 0.05 水平显著(n=8)，下同。
Note: Different letters within the same column indicate significant differences at the 0.05 level. The same below.

表 4 不同海拔梯度 4 种湿地植物茎粗(叶宽)的比较
Table 4 Stem length (leaf width) comparisons between the four wetland plant species growing at different altitudes

海拔 Altitudes (m)	茎粗/叶宽 Stem length/Leaf width (mm)			
	水葱 <i>Scirpus validus</i>	荸荠 <i>Heleocharis dulcis</i>	黑三棱 <i>Sparganium stoloniferum</i>	茭草 <i>Zizania latifolia</i>
3260	9.6 ± 0.22c	1.77 ± 0.26c	5.455 ± 0.21c	13.256 ± 0.88b
2437	11.767 ± 0.41b	2.612 ± 0.11b	9.017 ± 0.29b	15.305 ± 0.39ab
1891	13.827 ± 0.35a	3.281 ± 0.12a	11.021 ± 0.51a	16.2 ± 0.99a

表 5 不同海拔梯度 4 种湿地植物叶绿素 (a + b) 含量的变化
Table 5 Variations in chlorophyll (a + b) content of the four wetland plant species growing at different altitudes

海拔 Altitudes (m)	叶绿素(a + b) Chl(a + b) (mg/g)			
	水葱 <i>Scirpus validus</i>	荸荠 <i>Heleocharis dulcis</i>	黑三棱 <i>Sparganium stoloniferum</i>	茭草 <i>Zizania caduciflora</i>
3260	1.920 ± 0.107a	1.377 ± 0.045a	1.579 ± 0.139a	1.460 ± 0.119a
2437	1.704 ± 0.128b	1.163 ± 0.106b	1.122 ± 0.142b	1.290 ± 0.102ab
1891	1.316 ± 0.056c	1.057 ± 0.066b	0.708 ± 0.105c	1.145 ± 0.077b

含量分别是昆明和拉市海湿地的 2.23 倍 ($p = 0.000$) 和 1.4 倍 ($p = 0.005$); 在纳帕海湿地茭草的叶绿素 (a + b) 含量分别是昆明和拉市海湿地的 1.25 倍 ($p = 0.009$) 和 1.13 倍 ($p > 0.05$)。

3.3 海拔梯度对 4 种湿地植物可溶性糖含量的影响

可溶性糖是高海拔植物抗寒的重要保护物质^[4], 其含量的高低可表明该植物抗寒能力的强弱。由图 2 可看出, 随着海拔的降低, 4 种湿地植物的可溶性糖含量均显著降低 ($p < 0.05$)。其中, 在纳帕海湿地水葱、荸荠、黑三棱和茭草的可溶性糖含量分别是昆明的 8.79 倍 ($p = 0.001$)、5.62 倍 ($p = 0.001$)、4.02 倍 ($p = 0.000$) 和 14.13 倍 ($p = 0.000$)。在纳帕海湿地, 4 种植物可溶性糖含量均显著高于其它两地; 除水葱外, 其它 3 种植物可溶性糖含量在拉市海湿地和昆明两处均差异显著 ($p < 0.05$)。在同一海拔下不同植物间其可溶性糖含量也存在着一一定的差异性, 而在纳帕海湿地 4 种植物的可溶性糖含量的差异最为显著 ($p < 0.05$)。

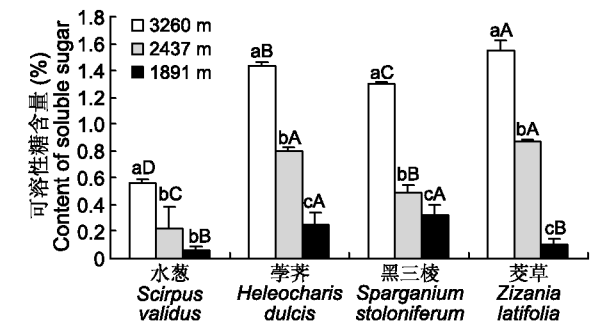


图 2 不同海拔梯度 4 种湿地植物可溶性糖含量的变化
Fig. 2 Variations in soluble sugar content of the four wetland plant species growing at different altitudes

3.4 海拔梯度对 4 种湿地植物游离脯氨酸 (Pro) 含量的影响

游离脯氨酸 (Pro) 作为植物体内重要的渗透调节物质之一, 其含量的高低可以反应出植物抗逆境能力的大小^[11]。由图 3 可看出, 水葱 Pro 含量随海拔的降低而降低, 在纳帕海湿地 Pro 的含量分别是拉市海湿地和昆明的 1.83 倍 ($p = 0.022$) 和 3.6 倍 ($p = 0.003$); 荸荠、黑三棱和茭草的 Pro 含量随着海拔的降低而有所下降 ($p > 0.05$)。相同海拔下, 4 种植物 Pro 含量存在一定的差异性。

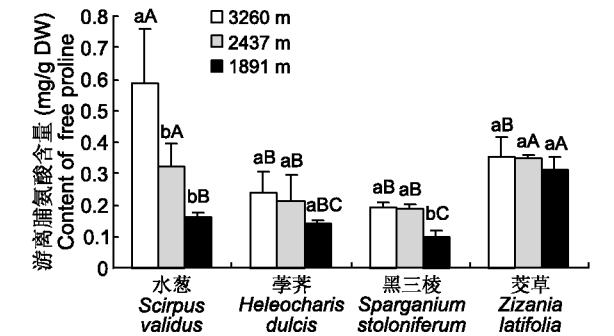


图 3 不同海拔梯度 4 种湿地植物游离脯氨酸含量的变化
Fig. 3 Variations in free proline content of the four wetland plant species growing at different altitudes

3.5 海拔梯度对 4 种湿地植物过氧化物酶 (POD) 活性的影响

过氧化物酶 (POD) 是普遍存在于植物细胞壁和细胞质外体中一类活性较高的酶, 它与呼吸作用、光合及生长素的氧化等都有密切关系^[13]。在植物生长发育过程中, 它的活性不断发生变化, 其活性可以反映某一时期植物体内的代谢变化。由图 4 可看出, 荸荠、黑三棱、茭草 POD 活性随海拔的降低而降低, 但变化均不显著 ($p > 0.05$); 水葱 POD 活性随海拔的降低无明显变化。黑三棱和茭草的 POD 活性显著高于水葱和荸荠的活性 ($p > 0.05$)。

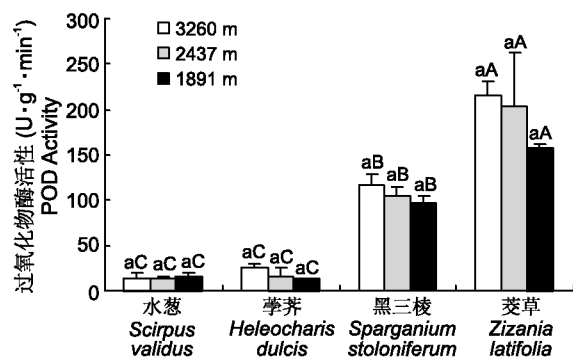


图4 不同海拔梯度4种湿地植物POD活性的变化
Fig. 4 Variations in POD activity of the four wetland plant species growing at different altitudes

4 讨论

4.1 海拔梯度对4种湿地植物生长状况的影响

植物的生长状况随海拔梯度变化而变化显著,植物所表现出的表型差异体现着气候的变化^[4]。香格里拉纳帕海湿地、丽江拉市海湿地和昆明均位于云贵高原,海拔依次递减约800 m,各具其独特的气候和自然环境。高原湿地植物在其生长季常受到低温、强辐射和水分补给不足等不良环境因子的胁迫。为了适应这一胁迫,高原湿地植物形成了有效的生理生化机制,来抵抗恶劣环境的影响^[2]。本实验研究表明,昆明4种湿地植物的长势最优,拉市海4种湿地植物次之,纳帕海4种湿地植物的长势最差。植物生长状况的这一变化可能是由于在高海拔地区,紫外辐射较强,而紫外光是一种短波光,能够抑制细胞的伸长生长,这样就可能限制植物株高的生长^[4]。纳帕海湿地年均温仅为5.4℃,拉市海湿地年均温在12.6~19.8℃左右,而昆明的年均温则在15℃左右。由于随着海拔升高,温度相应降低,在低温环境中,光合产物大量地转化为糖和淀粉,而此比例远大于转化为纤维的比例^[4],因此直径的生长可能受到抑制,且高海拔地区薄雾天气相对较多,气压也会随之降低,气孔闭合加剧^[4]。所以,在一定程度上也会大大抑制光合作用,进而也影响了植物的生长发育。

4.2 海拔梯度对4种湿地植物叶绿素(a+b)含量的影响

叶绿素是一类与光合作用有关的最重要的色素^[14],它是植物进行光合作用的主要物质基

础^[15]。随着实验区域海拔的升高,昼夜温差加大。刘志民等^[16,17]对青藏高原几种常见植物的生理效应的研究表明,植物中叶绿素含量随昼夜温差的增大有显著提高,但其生理反应机制尚未明确。本实验结果亦表明,随着海拔的降低,4种湿地植物的叶绿素(a+b)含量均有所提高。

4.3 海拔梯度对4种湿地植物可溶性糖、游离脯氨酸(Pro)含量的影响

植物可溶性糖含量的多少与海拔高度密切相关,随着海拔的升高,植物体内可溶性糖含量越高^[18,19]。本实验研究结果表明,高海拔植物可溶性糖含量变化与其生境的气候直接相关。随着海拔的降低,4种湿地植物可溶性糖含量随之降低。因为可溶性糖可通过降低冰点,抑制冰点时细胞内水分转移^[20],防止因结冰而给细胞带来的伤害^[21],预防蛋白质遇冷凝固^[22],提高原生质体抗寒的保护能力,从而保护细胞不致因遇冷而死亡。可溶性糖的积累很可能是高海拔植物在抵抗高寒逆境中形成的一种特殊的自我保护生理机制^[23]。Li等^[24-29]、Hoch等^[30,31]及Shi等^[32,33]对同一树种在高山林线与低海拔的可溶性碳水化合物含量的研究结果表明,随着海拔降低,植物体内可溶性碳水化合物含量显著降低。但也有研究表明,当糖类含量过高时,光合作用可能会被抑制^[34]。本实验的研究结果也表明,随海拔梯度的降低,可溶性糖含量虽然随之降低,但植物的生长状况在一定程度上却得到了改善。由此可见,这种抗寒保护机制也在一定程度上大大抑制了4种湿地植物的生长速率。

脯氨酸(Pro)是植物体内的一种重要的抗逆性小分子物质^[35],其含量会随环境的变化而发生显著改变,其含量的提高利于细胞或组织的含水,具有防止膜过氧化的作用。韩发等^[18]在对青藏高原不同海拔矮蒿草叶片Pro含量的研究中表明,Pro含量与植物抗寒性有很大的相关性^[36,37]。低温胁迫会刺激脯氨酸及其他氨基酸的合成,抑制其降解,从而提高脯氨酸含量,增强蛋白质稳定性,提高植物抵抗低温寒冷的能力^[38,39]。本研究结果亦证明了这一点,4种湿地植物Pro含量随海拔的降低而降低。在海拔3260 m的纳帕海湿地,气温偏低,强UV-B辐射等相对恶劣的生态环境更加促进4

种湿地植物的可溶性糖和 Pro 含量的大量积累。可溶性糖和脯氨酸作为抗寒保护物质,在植物抵抗低温、再生或萌发等过程中发挥着重要的作用,二者在高原植物适应低温和抗逆过程中比低海拔植物更具重要的保护作用,是植物获取低温适应与抵抗或免遭强 UV-B 辐射等危害不可或缺的内在物质基础。

4.4 海拔梯度对4种湿地植物过氧化物酶(POD)活性的影响

过氧化物酶(POD)活性的升高可以消除或减轻高海拔环境胁迫加剧时的伤害^[13],使得高原湿地水生植物的生长发育、光合作用等生理过程得以顺利进行,使其在短暂的生长季里仍能够完成生活史。POD 主要作用是促进 H_2O_2 的分解,从而降低植物在逆境胁迫下所产生的有害物质对膜的伤害。已有多项研究表明 POD 的活性与植物的抗逆性有显著的相关性^[40]。本研究结果显示,荸荠、黑三棱、茭草 POD 活性随海拔的降低而降低,但变化均不显著($p > 0.05$);水葱 POD 活性随海拔的降低无明显变化。大量关于水稻、辣椒等抗寒性的研究亦已表明^[41,42],POD 活性越高,植物的抗寒能力也越高,二者存在显著的正相关性。由于海拔的升高,纳帕海湿地较拉市海湿地以及昆明的气温低、昼夜温差大、气压偏低等,一系列不良的气候条件对荸荠、黑三棱和茭草的生理生长产生显著影响,POD 活性的升高能够减轻代谢过程中产生的有害物质,进一步减轻膜脂过氧化而对膜系统的损害,避免了湿地植物在高海拔地区由于不良环境给其带来的伤害,进而增强了高原湿地植物的抗逆性。而水葱 POD 活性未表现出对海拔梯度的敏感性响应,这可能是由于不同植物积累抗氧化物的方式不尽相同。陈雄等^[43]对大车前(*Plantago major*)叶片和根的抗氧化系统研究中发现,随海拔的变化,叶片和根中 POD 活性的变化并不一致,而这种变化趋势可能有利于生长在高海拔地区植物根系顺利度过冬季。因此,本研究仍存在不足之处,还应进一步对植物的不同部位抗氧化酶活性进行测定,以确定植物应对海拔变化所做出的精确的反应机制。

5 结论

综上所述,生长在不同海拔实验区域的不同高

原湿地植物其形态、生理特征均发生了适应性改变。常见的4种高原湿地植物水葱、荸荠、黑三棱和茭草对海拔梯度变化的响应是多途径的,从形态特征到光合作用,从抗寒物质代谢到抗氧化酶系统等方面有着共同的规律和各自独有的特性。掌握高原湿地植物对高原地区特殊环境的适应性的规律,强化高原湿地植物的生理功能特性,改善高原湿地植物物质代谢,提高高原湿地植物物种多样性,仍亟待继续深入研究。

参考文献:

- [1] 云南省林业调查规划院主编. 云南自然保护区[M]. 北京: 中国林业出版社, 1989: 272-274.
- [2] 徐守国, 郭辉军, 田昆. 高原湿地纳帕海水生植被调查与分析[J]. 山东林业科技, 2006, 165(4): 48-50.
- [3] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and eco-physiological responses of mountain plants to the growing season environment[J]. *Ad Ecol Res*, 1990, 20: 59-124.
- [4] 潘红丽, 李迈和. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性[J]. 生态环境学报, 2009, 18(2): 722-730.
- [5] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
- [6] 康华靖, 刘鹏, 徐根娣. 大盘山自然保护区香果树对不同海拔生境的生理生态响应[J]. 植物生态学报, 2008, 32(4): 865-872.
- [7] Rada F, García-Nú ez C, Boero C. Low-temperature resistance in *Polylepis tara-pacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world[J]. *Plant, Cell Environ*, 2001, 24: 377-381.
- [8] 韩发, 周党卫. 青藏高原不同海拔矮蒿草抗氧化系统的比较[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1491-1496.
- [9] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 2004: 67-70.
- [10] 李合生, 孙群, 赵世杰. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [11] 张殿忠, 汪沛洪, 赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法[J]. 植物生理学通讯, 1990, 26(4): 62-65.
- [12] 邹奇. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 129-174.
- [13] 张治安, 陈展宇. 植物生理学实验技术[M]. 长春: 吉林大学出版社, 2008: 192.
- [14] 卢存福, 贲桂英. 高海拔地区植物的光合特性[J].

- 植物学通报, 1995, 12(2): 38-42.
- [15] 苏春江, 刘俊, 何锦峰. 海拔梯度对大马士革玫瑰叶绿素($a+b$)含量的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(9): 3945-3946.
- [16] 刘志民, 杨甲定, 刘新民. 青藏高原几个主要环境因子对植物的生理效应[J]. 中国沙漠, 2000, 20(3): 309-313.
- [17] 韩发. 青藏高原的夜间低温对麦苗和牧草的生理意义[J]. 中国农业气象, 1989, 10(1): 7-10.
- [18] 韩发, 贲桂英, 师生波. 青藏高原不同海拔矮蒿草抗逆性的比较研究[J]. 生态学报, 1998, 18(6): 654-659.
- [19] 张树源, 白雪芳, 马占英. 三种草甸植物抗寒生理特性的比较研究[J]. 高原生物学集刊, 1987(6): 165-169.
- [20] Hendershot K L, Volenec J J. Nitrogen pools in roots of *Medicago sativa* L. after defoliation[J]. *J Plant Physiol*, 1993, 141(2): 129-135.
- [21] Rajashekar C. Frost damage in hardy herbaceous species[M]// Lyons J M, ed. Low Temperature Stress in Crop Plants—the Role of Membrane. New York: Academic Press, 1979: 255-274.
- [22] Anchorodoguy T J, Rudolph A S, Carpenter J F. Modes of interaction of cryoprotectants with membrane phospholipids during freezing[J]. *Cryobiology*, 1987, 24: 324-331.
- [23] 张基德, 李玉梅. 梨品种枝条可溶性糖、脯氨酸含量变化规律与抗寒性的关系[J]. 延边大学农学报, 2004(12): 281-285.
- [24] Li M H, Yang J, Krauchi N. Growth responses of *Picea abies* and *Larix deciduas* to elevation in the sub alpine areas of Tyrol Austral[J]. *Can J For Res*, 2003, 33: 653-662.
- [25] Li M H, Yang J. Effects of micro site on growth *Pinus cembra* in the subalpine zone of the Austrian Alps[J]. *Ann For Sci*, 2004, 61: 319-325.
- [26] Li M H, Xiao W F, Wang S G. Mobile carbohydrates in Himalayan tree line trees I. evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28: 1287-1296.
- [27] Li M H, Xiao W F, Shi P L. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan tree lines compared with lower elevations[J]. *Plant, Cell Environ*, 2008, 31: 1377-1387.
- [28] Li M H, Hoch G, Korner C. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the Alpine tree line[J]. *Phyton*, 2001, 41(2): 203-213.
- [29] Li M H, Hoch G, Korner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss tree line[J]. *Trees*, 2002, 16: 331-337.
- [30] Hoch G, Popp M, Korner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss tree line[J]. *Oikos*, 2002, 98: 361-374.
- [31] Hoch G, Korner C. The carbon charging of pines at the climatic tree line: a global comparison[J]. *Oecologia*, 2003, 135: 10-21.
- [32] Shi P L, Korner C, Hoch G. End of season carbon supply status of woody species near the tree line in western China[J]. *Bas App Ecol*, 2006, 7: 370-377.
- [33] Shi P L, Korner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas[J]. *Functional Ecology*, 2008, 22: 213-220.
- [34] Larcher W, Bauer H. Physiological Plant Ecology[M]. New York: Springer-Verlag, 1981.
- [35] 汤章城, 王育启, 吴亚华, 王洪春. 不同抗旱品种高粱苗中脯氨酸积累的差异[J]. 植物生理学报, 1986, 12(2): 154-162.
- [36] 马兰涛, 陈双林, 李迎春. 低温胁迫对 *Guadua amplexifolia* 耐寒性生理指标的影响[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 235-238.
- [37] 朱进. 低温胁迫下不同西葫芦品种耐寒性生理指标的比较[J]. 湖北农学院学报, 2004, 24(2): 106-108.
- [38] 刘祖祺, 张石诚. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 8-80.
- [39] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 540-546.
- [40] 王敏, 陈秋芳, 石美娟, 马碧虎. 低温胁迫对甜樱桃品种枝条 SOD、POD 活性和脯氨酸含量的影响[J]. 山西果树, 2011(6): 3.
- [41] 李海林, 殷绪明, 龙小军. 低温胁迫对水稻幼苗耐寒性生理生化指标的影响[J]. 安徽农学通报, 2006, 12(11): 50-53.
- [42] 马艳青, 戴雄泽. 低温胁迫对辣椒耐寒性相关生理指标的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2000, 26(6): 461-462.
- [43] 陈雄, 王宗灵, 任红旭. 海拔梯度对大树前叶片和根的抗氧化系统的影响[J]. 植物学报, 1999, 41(8): 846-850.