

模拟增温对青藏高原多年冻土区小嵩草和藏嵩草生长与抗氧化特征的影响

肖 瑶^{1,2} 王根绪^{1*} 杨 燕¹ 杨 阳¹ 彭阿辉^{1,2} 张 莉^{1,2}

(¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 采用开顶式增温小室(OTCs)方法模拟气候变暖,分别选取青藏高原腹地风火山地区高寒小嵩草草甸和高寒藏嵩草沼泽草甸优势物种小嵩草和藏嵩草为研究对象,对比分析增温处理下两种优势物种叶片的形态与生理特征变化,从而探索高寒植物对气候变暖的内在响应机理.结果表明:增温显著增加了小嵩草叶片长度(40.0%)和叶片数量(72.7%),也显著增加了藏嵩草株高(11.9%)和叶片长度(19.3%),促进了两种优势植物的形态生长和地上生物量增加.增温处理下小嵩草和藏嵩草叶片的膜透性(电导率),活性氧(过氧化氢和超氧阴离子自由基),超氧化物歧化酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶和过氧化氢酶活性,丙二醛含量均没有显著变化.但抗坏血酸和游离脯氨酸含量在藏嵩草叶片内分别显著增加了29.8%和53.8%,而在小嵩草叶片内没有明显变化.可见,增温下小嵩草和藏嵩草均能够维持正常的抗氧化水平,以维持该区域优势植物生长;但藏嵩草生理过程对增温更加敏感.

关键词 小嵩草; 藏嵩草; 增温; 形态; 抗氧化

Effect of simulative warming on growth and antioxidative characteristics of *Kobresia pygmaea* and *K. tibetica* in the permafrost region of Qinghai-Tibetan Plateau, China. XIAO Yao^{1,2}, WANG Gen-xu^{1*}, YANG Yan¹, YANG Yang¹, PENG A-hui^{1,2}, ZHANG Li^{1,2} (¹*Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China*; ²*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*).

Abstract: In the present study, open top chambers (OTCs) were employed to simulate temperature increase at Fenghuoshan site, located on the hinterland of Qinghai-Tibetan Plateau. To explore the potential response mechanism of alpine plants under warmer temperature, the leaf morphological and antioxidative characteristics of two dominant species of alpine meadow (*Kobresia pygmaea*) and alpine swamp meadow (*K. tibetica*) were analyzed. The results showed that length and numbers of leaves in *K. pygmaea* increased by 40.0% and 72.7% by warming, respectively. Plant height and leaf length in *K. tibetica* increased by 11.9% and 19.3% by warming, respectively. Warming improved plant growth and aboveground biomass accumulation in both species. However, warming did not affect leaf membrane permeability (electrolyte leakage), active oxygen species (hydrogen peroxide and superoxide anion), activities of superoxide dismutase, peroxidase, ascorbate peroxidase and catalase, and malondialdehyde content in both species. Ascorbic acid and free proline contents in *K. tibetica* increased by 29.8% and 53.8%, respectively, but no change was found in *K. pygmaea*. In conclusion, *K. pygmaea* and *K. tibetica* could adapt under warmer temperature through keeping a steady antioxidative status.

Key words: *Kobresia pygmaea*; *K. tibetica*; warming; morphology; oxidation resistance.

本文由国家重大科学研究计划项目(2013CBA01807)、国家自然科学基金项目(41271224, 41571204)和国家科技支撑计划项目(2014BAC05B01)资助 This work was supported by the National Basic Research Program of China (2013CBA01807), the National Natural Science Foundation of China (41271224, 41571204) and the National Science and Technology Pillar Program of China (2014BAC05B01).

2016-08-15 Received, 2017-01-21 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanggx@imde.ac.cn

1880—2012 年,全球平均温度升高了 0.85°C [1].近 50 年来,青藏高原总体上呈现增温趋势,年平均气温增温率为 $0.37^{\circ}\text{C} \cdot 10\text{a}^{-1}$ [2],明显高于全球平均增温速率 ($0.12^{\circ}\text{C} \cdot 10\text{a}^{-1}$) [3].青藏高原高寒生态系统对气候变化尤其敏感,而处于多年冻土区的高寒草甸和高寒沼泽草甸又受到气候变化,以及由此导致的冻土环境差异的双重影响 [4],是研究气候变化对高寒生态系统影响模式和效应的理想场所。

增温导致青藏高原冻土退化,改变空气与土壤水热 [5-6]、养分状况和微生物生物量 [7-8];增加高海拔地区植物高度,加快物候进程并延长生长季 [9].增温引起物种丰富度降低 [10],增加植物群落净光合速率和地上、地下生物量 [8].植物巨大的生理生态特征差异性,是生长速率、生产力、种群和群落动态,以及生态系统功能变化的基础 [11],植物生理特征的变化可反映植物对环境变化的内在响应机制.正常细胞中的活性氧(AOS)产生与抗氧化剂(抗氧化酶和非酶抗氧化物质)对活性氧的清除处于氧化还原的动态平衡 [12],但当环境胁迫超过抗氧化系统的清除能力,会造成活性氧积累,引起对细胞的膜脂氧化伤害和膜蛋白损伤,破坏膜结构和功能稳定性 [13].大部分胁迫,比如高光强度、极端温度、干旱、高盐度、强 UV 辐射和矿物质缺乏,均会造成对植物的氧化伤害 [14-15].而气候变暖会导致包括温度以外的其他生态因子也发生相应改变.因此,植物的抗氧化特征就显得尤其重要.有研究发现,增温会对植物抗氧化特征产生影响,比如增温增加了高寒草甸禾本科植物垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 和非禾本科植物鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*) 抗氧化酶活性和非酶类抗氧化剂含量,但丙二醛(MDA)含量在垂穗披碱草中显著减少,而在鹅绒委陵菜中增加 [16];2 年和 4 年增温处理下高寒草甸优势物种小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 的丙二醛含量、电导率、游离脯氨酸含量、抗氧化酶活性等出现不同的变化 [17].前期的研究集中在植物群落结构和功能的宏观方面,而对植物生理生态,尤其是在植物抗性特征中至关重要的抗氧化特征的关注相对较少,且缺乏与植物形态特征和生物量的联系,以及不同植被类型下植物生理特征变化的比较。

分布面积约为 $0.48 \times 10^6\text{ km}^2$ 的高寒草甸和 $0.049 \times 10^6\text{ km}^2$ 的高寒沼泽草甸大多位于多年冻土区域,是青藏高原分布最广的两种草地生态系统 [18-19].分别以小嵩草和藏嵩草 (*K. tibetica*) 为优势

种的高寒草甸和高寒沼泽草甸所含热值高,营养丰富,是青藏高原重要的草地资源 [20-21].鉴于前述全球变暖的大背景和高寒生态系统对气候变化的敏感性,以及抗氧化特征的重要性和缺乏关注性,本文研究增温处理下高寒小嵩草草甸优势物种小嵩草和高寒藏嵩草沼泽草甸优势物种藏嵩草形态、生物量和抗氧化特征的变化,以及植物间存在的差异性,从而探讨气候变暖导致的生境变化是否对植物存在潜在的环境胁迫,为深入阐明气候变暖对该区域植被群落结构和生产力演变的方向和程度,不同物种间受影响的差异性提供机理解释。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验区位于青藏高原腹地长江源区的风火山流域 ($34^{\circ}40' - 34^{\circ}48' \text{ N}$, $92^{\circ}50' - 93^{\circ}30' \text{ E}$),海拔 $4610 \sim 5323\text{ m}$,多年冻土发育,土壤类型主要是高山草甸土 [22].该区属于青藏高原干旱气候,年均气温 -5.3°C ,降雨量 270 mm ,蒸发量 1478 mm ,冻结期为 9 月至次年 4 月 [8].高寒草甸和高寒沼泽草甸在此分布具有代表性 [23],其中,高寒草甸主要分布于山地的阳坡、阴坡、圆顶山、滩地和河谷阶地,分布上限可达 5200 m 左右;高寒沼泽草甸主要分布在海拔 $3200 \sim 4800\text{ m}$ 的河畔、湖滨、排水不畅的平缓滩地、山间盆地、蝶形洼地、高山鞍部、山麓潜水溢出带和高山冰雪带下缘等部位 [24].本研究中高寒草甸样地位于圆顶山,高寒沼泽草甸样地位于河畔。

1.2 试验设计

采用国际冻原计划(International Tundra Experiment, ITEx)中的开顶式生长室(open-top chambers, OTCs),在高寒草甸和高寒沼泽草甸两种植被类型下模拟增温环境 [25](图 1).OTCs 高度为 40 cm ,底面积约为 1 m^2 .2012 年 8 月,在研究区域选择微生境和植被类型均匀一致的区域,随机布设 6 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 样方,每个样方的距离是 $3 \sim 5\text{ m}$.随机选取 3 个样方作为对照,另外 3 个样方作为 OTC 增温处理。

2014 年 8 月 2—4 日,在对照和增温样方内对小嵩草和藏嵩草的高度、叶片长度和叶片数量进行测量,每个样方测 10 个植株.每个样方采集 5 个植株,烘干后称量,取每个植株平均地上生物量.由于植物对 OTC 处理的适应过程,因此在试验处理两年后进行采样。

2014 年 8 月 4 日,在对照和增温处理的每个样方内,随机齐地面剪,采集多株小嵩草和藏嵩草健康

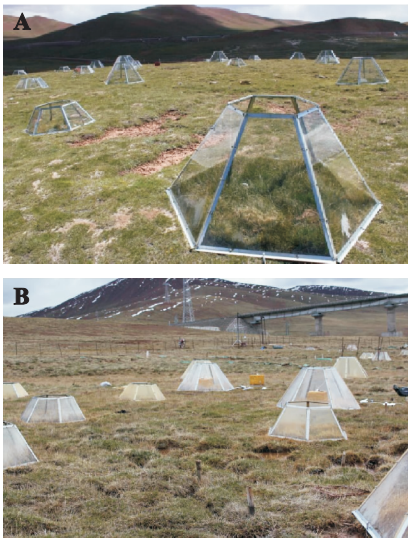


图 1 OTC 模拟增温处理
Fig.1 Simulated warming treatment by OTC.
A: 高寒草甸 Alpine meadow; B: 高寒沼泽草甸 Alpine swamp meadow. 下同 The same below.

且向阳的新鲜叶片,冷藏于取样箱迅速带回实验室,在一周内完成生理指标的测量,每个指标测定 3 次重复.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 过氧化氢、超氧阴离子自由基的测定 过氧化氢(H_2O_2)含量的测定根据 Prochazkova 等^[26]的方法,利用紫外-可见分光光度计在 415 nm 下测定光吸收值求出其含量($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$);超氧阴离子自由基($\text{O}_2^{\cdot-}$)产生速率的测定根据 Ke 等^[27]的方法,根据在 530 nm 下的光吸收值,对照 NaNO_2 标准曲线求出溶度,再求出产生速率($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$).

1.3.2 抗氧化酶和抗坏血酸的测定 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定根据 Becana 等^[28]的方法,以每 mg 蛋白抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原的 50%作为一个酶活性单位 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$ ^[29].过氧化物酶(POD)活性的测定根据 Ekmekci 等^[30]的方法,利用 470 nm 下光吸收值在 3 min 内每 15 s 的变化表示 POD 活性($\text{mmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$).抗坏血酸过氧化物酶(APX, $\mu\text{mol AsA} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)活性根据 Nakano 等^[31]的方法测定.过氧化氢酶(CAT, $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)活性根据 Kato 等^[32]的方法测定.抗坏血酸(AsA)含量的测定根据 Gossett 等^[13]的方法,利用 525 nm 下的光吸收值求得 ASA 含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$).

1.3.3 丙二醛、膜透性(电导率)和游离脯氨酸的测定 丙二醛含量的测定根据 Dhindsa 等^[33]的方法,利用 532 nm 下的光吸收值减去 600 nm 下最小吸收

值求出丙二醛含量($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$).膜透性的测定根据 Shanahan 等^[34]的方法,由电子渗透量间接表示,叶片中加入去离子水在 10 ℃ 下震荡 4 h,测得的电导率为 C_1 ,再煮沸后冷却到室温测得的电导率为 C_2 ,求得反映膜相对透性的电导率 $C = C_1/C_2 \times 100\%$.游离脯氨酸含量的测定根据 Bates^[35]的方法,用 3% 的磺基水杨酸溶液研磨提前游离脯氨酸后,测得其含量($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$).

1.4 数据处理

采用 SPSS 20.0 软件分别对小嵩草和藏嵩草进行独立样本 t 检验,来检验增温处理与对照间两物种各指标的差异显著性($\alpha = 0.05$).利用 Origin 8.5 软件作图.

2 结果与分析

2.1 气温和土壤水分变化

OTC 主要用于高寒地区模拟气候变暖,而将光照、风速等的生态影响最小化^[25].试验样地位于多年冻土区,增温可增加冻土活动层厚度,改变土壤水分含量^[5].由图 2 可以看出,OTC 处理使得高寒草甸和高寒沼泽草甸生长季(5—9 月)气温分别平均增加 2.6 和 3.1 ℃.增温使得高寒草甸和高寒沼泽草甸生长季 20 cm 土壤含水量分别减少 1.8% 和 2.5%.

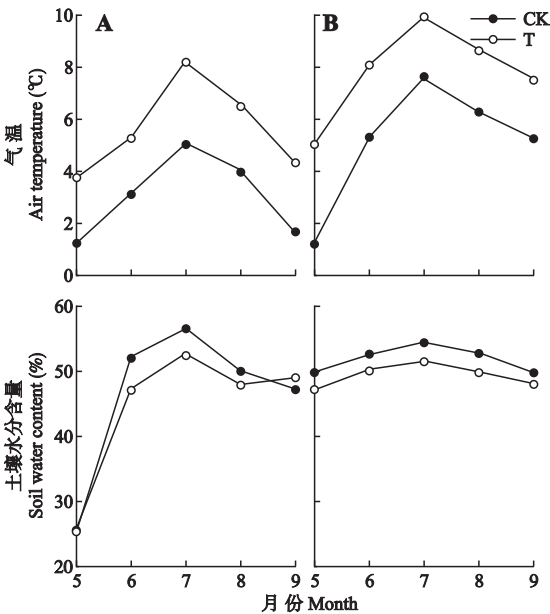


图 2 模拟增温处理下高寒草甸和高寒沼泽草甸气温及土壤水分含量
Fig.2 Air temperature and soil water content of alpine meadow and alpine swamp meadow in simulated warming treatment.
CK: 对照 Control; T: 增温处理 Warming treatment. 下同 The same below.

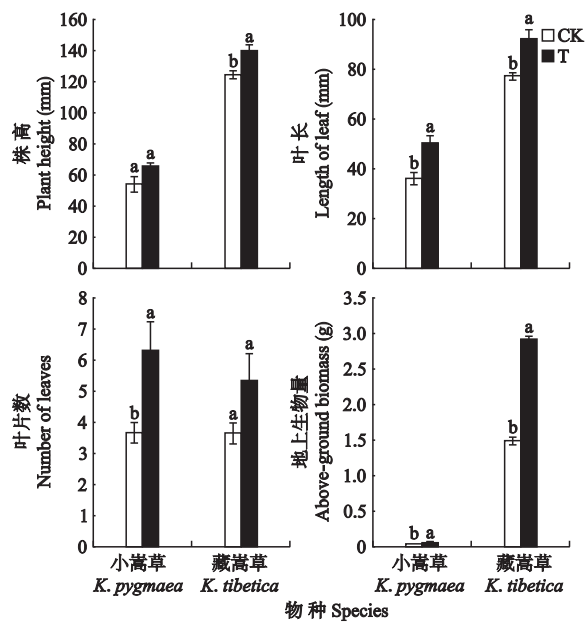


图3 模拟增温对小嵩草和藏嵩草形态特征的影响
Fig.3 Effects of simulative warming on morphology of *Kobresia pygmaea* and *K. tibetica*.
不同字母表示同一物种不同处理间差异显著 ($P<0.05$) Different letters meant significant difference between different treatments in the same species at 0.05 level. 下同 The same below.

2.2 增温对植物形态特征和生物量的影响

从图3可以看出,增温显著增加了小嵩草叶长(40.0%)和叶片数(72.7%),增温也显著增加了藏嵩草株高(11.9%)和叶长(19.3%).增温处理下小嵩草和藏嵩草的地上生物量均显著增加,分别增加61.4%、97.4%.因此,从形态和生物量来看,增温促进了小嵩草和藏嵩草的生长.

2.3 增温对植物生理指标的影响

2.3.1 活性氧 氧气的还原分为3步,分别会产生超氧化物、过氧化氢和羟自由基,三者都属于活性氧.活性氧化学性质活泼,有超强的氧化能力,会造

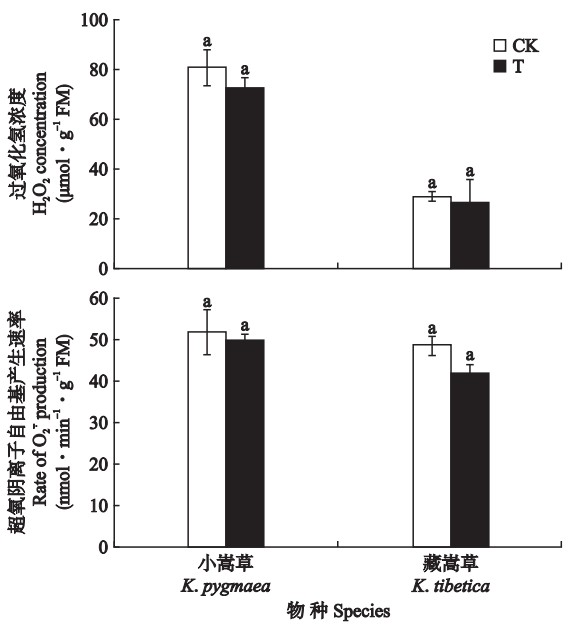


图4 模拟增温处理下小嵩草和藏嵩草的过氧化氢浓度和超氧阴离子自由基产生速率
Fig.4 H₂O₂ concentration and O₂⁻ production rate of *Kobresia pygmaea* and *K. tibetica* in simulative warming treatment.

成细胞的氧化伤害^[15].增温处理下小嵩草和藏嵩草叶片过氧化氢(H₂O₂)浓度和超氧阴离子自由基(O₂⁻)产生速率均未显著变化(图4).因此,增温没有导致小嵩草和藏嵩草活性氧的积累.

2.3.2 抗氧化系统 活性氧清除系统分为酶类抗氧化剂和非酶类抗氧化剂^[12].由表1可以看出,增温对小嵩草和藏嵩草的酶类抗氧化剂(SOD、POD、APX、CAT)活性均未造成显著影响.增温导致藏嵩草非酶类抗氧化剂(抗坏血酸)含量显著增加了29.8%,而小嵩草抗坏血酸含量增加不显著.

2.3.3 丙二醛、电导率和脯氨酸 从表1可以看出,增温对小嵩草和藏嵩草的丙二醛含量和电导率均没

表1 模拟增温处理下小嵩草和藏嵩草的抗氧化系统以及丙二醛、电导率和游离脯氨酸含量
Table 1 Antioxidant system and electrolyte leakage, malondialdehyde and free proline contents of *Kobresia pygmaea* and *K. tibetica* under simulative warming

参数 Parameter	小嵩草 <i>K. pygmaea</i>		藏嵩草 <i>K. tibetica</i>	
	CK	T	CK	T
超氧化物歧化酶 SOD (U · mg ⁻¹ protein)	1643.12±75.23a	1927.54±286.44a	1702.15±580.91a	1942.18±121.27a
过氧化物酶 POD (mmol · min ⁻¹ · mg ⁻¹ protein)	12.66±11.28 a	22.72±9.95a	29.68±4.48a	26.54±17.25a
抗坏血酸过氧化物酶 APX (μmol AsA · min ⁻¹ · mg ⁻¹ protein)	350.88±216.95a	119.73±31.45a	267.95±243.92a	509.72±139.71a
过氧化氢酶 CAT (μmol H ₂ O ₂ · min ⁻¹ · mg ⁻¹ protein)	35.44±9.50a	46.87±1.00a	52.48±32.40a	44.06±3.68a
抗坏血酸 AsA (mg · g ⁻¹ FM)	3.31±0.14a	3.90±0.29a	3.75±0.16b	4.87±0.16a
电导率 Electrolyte leakage (%)	12.0±1.7a	8.4±1.6a	13.0±0.5a	17.4±4.5a
丙二醛 Malondialdehyde (μmol · g ⁻¹ FM)	75.00±2.89a	74.74±1.84a	36.31±4.17a	27.38±1.19a
游离脯氨酸 Free proline (μg · g ⁻¹ FM)	385.33±32.01a	441.63±19.15a	342.06±17.06b	525.95±29.56a

CK: 对照 Control; T: 增温处理 Warming treatment. 不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level.

有产生显著影响.增温处理下,2个物种游离脯氨酸含量都增加,其中,藏嵩草显著增加了53.8%,而小嵩草增加不显著.

3 讨 论

3.1 增温对优势物种形态和地上生物量的影响

从形态(株高、叶片长度和叶片数量)来看,增温促进了小嵩草和藏嵩草的生长.这与现有的研究结果一致:在加拿大北极苔原长达16年的增温试验发现,增温增加了常绿灌木 *Cassiope tetragona* 和草本植物 *Oxyria digyna* 的叶片大小和植物高度^[36];青藏高原北麓河附近高海拔地区(4500 m)高寒草甸大部分物种在增温处理下植物高度呈增加的趋势^[9].这也验证了叶片的形态特征可以随气候变化而改变^[37].相应地,增温处理下植物地上生物量也增加,其原因可能是适当增温可改善土壤中植物可吸收的养分状况^[23],提高高寒地区植物的光合速率^[8].

3.2 增温对植物生理生态特征的影响

植物细胞中的活性氧主要是有氧能量代谢的副产物,比如光合作用、光呼吸和呼吸作用,也产生于植物对环境胁迫的适应性响应,而抗氧化系统(抗氧化酶和非酶抗氧化物质)可清除细胞内的活性氧^[12,14].丙二醛是细胞膜不饱和脂肪酸发生膜脂过氧化作用的最终产物之一^[38],其含量高低可反映细胞膜脂过氧化水平的高低,是衡量细胞受活性氧伤害高低的重要指标^[39].电导率常用来反映细胞膜的受伤害程度.脯氨酸作为植物体内渗透调节物质之一,通过改变其含量高低从而调节植物体内渗透平衡,可以保护蛋白质结构和酶的活性,从而加强抗氧化酶系统^[40],是衡量环境变化对植物体内渗透平衡影响的重要指标之一^[41].本研究中,小嵩草和藏嵩草叶片 H_2O_2 浓度、 O_2^- 产生速率并没有增加,即活性氧含量维持在原有水平.虽然酶类抗氧化剂活性在小嵩草和藏嵩草叶片均没有显著变化,但增温显著增加了藏嵩草叶片的非酶类抗氧化剂(抗坏血酸)的含量.抗坏血酸是植物体内消除 H_2O_2 过程中起到核心作用的主要非酶类抗氧化剂^[15].藏嵩草的活性氧水平没有明显变化而抗坏血酸含量增加,可能是由于增温带来的环境改变在藏嵩草的可正常生理调节范围内,藏嵩草通过诱导抗坏血酸的合成,消除多余的活性氧,将活性氧含量维持在正常水平.丙二醛和电导率含量均没有出现显著变化,表明小嵩草和藏嵩草在增温处理下均没有受到氧化伤害.但

是,本研究中增温导致小嵩草和藏嵩草脯氨酸含量均增加,其中藏嵩草达到显著性水平,这可能是因为增温导致土壤含水量减少的情况下,植物通过自身的渗透调节机制,合成渗透调节物质,从而维持自身正常的渗透平衡^[42],同时增强抗氧化酶活性,从而加强对活性氧的清除^[40].因此,在增温环境下,小嵩草和藏嵩草都能够维持正常的抗氧化水平.

增温对植物抗氧化特征的影响存在差异.藏嵩草抗坏血酸和脯氨酸含量均显著变化,比小嵩草对温度的升高更加敏感.其原因可能是,一方面增温导致的高寒沼泽草甸温度和土壤含水量的变化程度均大于高寒草甸,较大的环境变化使得高寒沼泽草甸优势物种藏嵩草的生理波动较明显.另一方面可能是小嵩草属于耐寒旱中生植物,能够适应增温导致的土壤含水量的减少;而藏嵩草喜欢在水分较多的地方生长^[43],对水分变化更加敏感.即使如此,藏嵩草也能够通过合成相应的调节物质来维持正常的生理代谢.同时,小嵩草和藏嵩草对增温的响应存在相同点:从形态和地上生物量来看,增温促进了小嵩草和藏嵩草的生长;生理方面,在增温影响小嵩草和藏嵩草都能通过叶片中物质合成来维持正常的抗氧化水平.现有研究中增温对植物抗氧化特征的影响也存在多样性.对青藏高原东部四川松潘县高寒草甸两种优势物种的研究发现,增温虽然加强了垂穗披碱草和鹅绒萎陵菜叶片中的酶类和非酶类抗氧化剂,但是垂穗披碱草的丙二醛含量显著减少,而丙二醛在鹅绒萎陵菜中显著增加^[16];对广泛分布于热带和亚热带的一种豆类植物 *Stylosanthes capitata* 研究发现,增温增加了抗氧化酶活性,但没有影响丙二醛含量,即增温处理下该植物能够通过自身的抗氧化机制来控制丙二醛含量^[44].研究结果的差异可能是因为研究区域的差异以及植物自身抗氧化能力(活性氧的产生与清除机制)的差异,但本研究与现有研究结果共同点是植物在增温处理下抗氧化剂得到一定程度的增强来试图清除体内的活性氧.

总的说来,增温对青藏高原高寒草甸优势物种小嵩草和高寒沼泽草甸优势物种藏嵩草的形态、地上生物量和抗氧化特征的影响基本一致.在全球变暖背景下,小嵩草和藏嵩草的形态生长和地上生物量都能够得到促进,同时都能通过自身生理生态合成相应的物质使体内氧化特征维持稳定状态.因此,短期适当增温可促进研究区高寒草甸和高寒沼泽草甸优势物种的生长,植物能够通过自身生理生化改变来应对未来的气候变化.但本文对氧化特征的研

究发现,增温也可对同是优势物种的植物产生不同影响,改变物种竞争能力,长期可能导致生态系统物种组成的改变^[45-46],这为气候变暖对群落组成的改变提供了一种机理解释。需要注意的是,虽然在本文的增温幅度下,增温能够促进植物生长且通过自身物质合成维持正常的抗氧化水平,但当增温幅度超过植物生理可调节范围,将对植物产生氧化胁迫。并且增温导致土壤含水量的减小和冻土活动层增厚,长期干旱可能导致植被退化,向沙漠化发展^[47]。

参考文献

- [1] IPCC. Climate Change 2013: Scientific Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2013
- [2] Li L (李林), Chen X-G (陈晓光), Wang Z-Y (王振宇), *et al.* Climate change and its regional differences over the Tibetan Plateau. *Advances in Climate Change Research* (气候变化研究进展), 2010, **6**(3): 181-186 (in Chinese)
- [3] IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. Cambridge: Cambridge University Press, 2014
- [4] Wang G, Bai W, Li N, *et al.* Climate changes and its impact on tundra ecosystem in Qinghai-Tibet Plateau, China. *Climatic Change*, 2011, **106**: 463-482
- [5] Cheng G, Wu T. Responses of permafrost to climate change and their environmental significance, Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 2007, **112**: 93-104
- [6] Liu G-S (刘光生), Wang G-X (王根绪), Bai W (白炜), *et al.* Response of heat condition within active layer in swamp meadow on the Tibetan Plateau to warming. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2012, **34**(3): 555-562 (in Chinese)
- [7] Li N (李娜), Wang G-X (王根绪), Gao Y-H (高永恒), *et al.* Effects of simulated warming on soil nutrients and biological characteristics of alpine meadow soil in the headwaters region of the Yangtze River. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2010, **47**(6): 1214-1224 (in Chinese)
- [8] Fu G, Shen ZX, Sun W, *et al.* A meta-analysis of the effects of simulative warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2015, **34**: 57-65
- [9] Xu M, Xue X. Analysis on the effects of climate warming on growth and phenology of alpine plants. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, **27**: 137-141
- [10] Klein JA, Harte J, Zhao XQ. Simulative warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, **7**: 1170-1179
- [11] Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, *et al.* The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 2000, **50**: 979-995
- [12] Dandapat J, Chainy GBN, Rao KJ. Lipid peroxidation and antioxidant defence status during larval development and metamorphosis of giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2003, **135**: 221-233
- [13] Gossett DR, Millhollon EP, Lucas M. Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. *Crop Science*, 1994, **34**: 706-714
- [14] Ahmad P, Sarwat M, Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. *Journal of Plant Biology*, 2008, **51**: 167-173
- [15] Smith AM, Coupland G, Dolan L, *et al.* Trans. Qu L-J (瞿礼嘉), Gu H-Y (顾红雅), Liu J-J (刘敬婧). Plant Biology. Beijing: Science Press, 2012 (in Chinese)
- [16] Shi FS, Wu Y, Wu N, *et al.* Different growth and physiological responses to simulative warming of two dominant plant species *Elymus nutans* and *Potentilla anserina* in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau. *Photosynthetica*, 2010, **48**: 437-445
- [17] Yang Y, Wang GX, Yang LD, *et al.* Physiological responses of *Kobresia pygmaea* to warming in Qinghai-Tibetan Plateau permafrost region. *Acta Oecologica*, 2012, **39**: 109-116
- [18] Zhao L, Li Y, Zhao X, *et al.* Comparative study of the net exchange of CO₂ in 3 types of vegetation ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2005, **50**: 1767-1774
- [19] Wang G-X (王根绪), Li Y-S (李元寿), Wang Y-B (王一博), *et al.* Landsurface Process and Environmental Changes in River Headwater Regions of Qinghai-Tibet Plateau. Beijing: Science Press, 2010 (in Chinese)
- [20] Yang F-T (杨福囤), Wang Q-J (王启基), He H-J (何海菊). Plant caloric value and animal husbandry production on Qinghai-Tibetan Plateau. *Resources Science* (资源科学), 1986, **8**(2): 24-30 (in Chinese)
- [21] Deng Z-F (邓自发), Xie X-L (谢晓玲), Wang Q-J (王启基), *et al.* Primary study on reproductive strategies of *Kobresia humilis* population in alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2001, **20**(6): 68-70 (in Chinese)
- [22] Wang G, Mao T, Chang J, *et al.* Impacts of surface soil organic content on the soil thermal dynamics of alpine meadows in permafrost regions: Data from field observations. *Geoderma*, 2014, **232**: 414-425
- [23] Li N (李娜). Effects of Artificial Warming on Carbon and Nitrogen Dynamics of Alpine Ecosystems in Qinghai-Tibet Plateau, China. PhD Thesis. Chengdu: Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, 2010 (in Chinese)
- [24] Wang G-X (王根绪), Cheng G-D (程国栋), Shen Y-P (沈永平), *et al.* Research of Eco-environmental Change and Comprehensive Protection in Riverhead Areas. Lanzhou: Lanzhou University Press, 2001 (in Chinese)

- nese)
- [25] Marion GM, Henry GHR, Freckman DW, *et al.* Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 1997, **3**: 20–32
- [26] Prochazkova D, Sairam RK, Srivastava GC, *et al.* Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Science*, 2001, **161**: 765–771
- [27] Ke D, Wang A, Sun G, *et al.* The effect of active oxygen on the activity of ACC synthase induced by exogenous IAA. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **44**: 551–556
- [28] Becana M, Aparicio-Tejo P, Irigoyen JJ, *et al.* Some enzymes of hydrogen peroxide metabolism in leaves and root nodules of *Medicago sativa*. *Plant Physiology*, 1986, **82**: 1169–1171
- [29] Costa H, Gallego SM, Tomaro ML. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons. *Plant Science*, 2002, **162**: 939–945
- [30] Ekmekci Y, Terzioğlu S. Effects of oxidative stress induced by paraquat on wild and cultivated wheats. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2005, **83**: 69–81
- [31] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**: 867–880
- [32] Kato M, Shimizu S. Chlorophyll metabolism in higher plants. VII. Chlorophyll degradation in senescing tobacco leaves: Phenolic-dependent peroxidative degradation. *Canadian Journal of Botany*, 1987, **65**: 729–735
- [33] Dhindsa RS, Matowe W. Drought tolerance in two mosses: Correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation. *Journal of Experimental Botany*, 1981, **32**: 79–91
- [34] Shanahan JF, Edwards IB, Quick JS, *et al.* Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Science*, 1990, **30**: 247–251
- [35] Bates LS, Waldren RP, Teare ID. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, **39**: 205–207
- [36] Hudson JMG, Henry GHR, Cornwell WK. Taller and larger: Shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of simulative warming. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 1013–1021
- [37] Guerin GR, Wen H, Lowe AJ. Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters*, 2012, **8**: 882–886
- [38] Leshem YY. Membrane phospholipid catabolism and Ca^{2+} activity in control of senescence. *Physiologia Plantarum*, 1987, **69**: 551–559
- [39] Xu M, Sun X, Wen J. Protection of salicylic acid on membrane damage by water stress. *Plant Physiology Communications*, 2000, **36**: 35–36
- [40] Hoque MA, Okuma E, Banu MNA, *et al.* Exogenous proline mitigates the detrimental effects of salt stress more than exogenous betaine by increasing antioxidant enzyme activities. *Journal of Plant Physiology*, 2007, **164**: 553–561
- [41] Misra N, Gupta AK. Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram. *Plant Science*, 2005, **169**: 331–339
- [42] Hinch DK, Hagemann M. Stabilization of model membranes during drying by compatible solutes involved in the stress tolerance of plants and microorganisms. *Biochemical Journal*, 2004, **383**: 277–283
- [43] Wang C-T (王长庭), Long R-J (龙瑞军), Ding L-M (丁路明). Study of alpine meadow of basic characteristic in Qinghai Tibet Plateau. *Pratacultural Science* (草原科学), 2004, **21**(8): 16–19 (in Chinese)
- [44] Martinez CA, Bianconi M, Silva L, *et al.* Moderate warming increases PS II performance, antioxidant scavenging systems and biomass production in *Stylosanthes capitata* Vogel. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, **102**: 58–67
- [45] Prieto P, Peñuelas J, Llusia J, *et al.* Effects of simulative warming and drought on biomass accumulation in a Mediterranean shrubland. *Plant Ecology*, 2009, **205**: 179–191
- [47] Zhou D-H (周丹卉), He H-S (贺红士), Li X-Z (李秀珍), *et al.* Potential impact of seasonal temperature increase pattern on the succession of coniferous-broad-leaved Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(9): 1925–1931 (in Chinese)
- [47] Xue X, Guo J, Han B, *et al.* The effect of climate warming and permafrost thaw on desertification in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Geomorphology*, 2009, **108**: 182–190

作者简介 肖 瑶, 女, 1992 年生, 硕士研究生. 主要从事高寒山地生态系统与气候变化研究. E-mail: yaoxiao56@yahoo.com

责任编辑 孙 菊

肖瑶, 王根绪, 杨燕, 等. 模拟增温对青藏高原多年冻土区小嵩草和藏嵩草生长与抗氧化特征的影响. *应用生态学报*, 2017, **28**(4): 1161–1167

Xiao Y, Wang G-X, Yang Y, *et al.* Effect of simulative warming on growth and antioxidative characteristics of *Kobresia pygmaea* and *K. tibetica* in the permafrost region of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(4): 1161–1167 (in Chinese)