

不同海拔对珙桐叶片生理指标的影响

张绍先^{1,2} 苏智先^{2*} 高菊² 张悦³ 杨敬天² 吴庆贵²

(1. 西南科技大学 生命科学与工程学院, 四川 绵阳 621010;

2. 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室, 四川 绵阳 621000;

3. 四川省遂宁市环境监测站, 四川 遂宁 629000)

摘要:为探讨珙桐(*Davidia involucrate* Baill.)对海拔的生理适应机制,研究珙桐叶片中色素、花色素苷、丙二醛(MDA)、游离脯氨酸(Pro)、超氧化物歧化酶(SOD)、紫外吸收物质的含量与海拔的关系是十分重要的。结果表明:珙桐叶片中叶绿素a、b、类胡萝卜素、MDA的含量随海拔高度的增加,呈减少的趋势,叶绿素a/b值在海拔1650m时最大,MDA含量在海拔1590m时最高;花色素苷、紫外吸收物质、Pro的含量随着海拔高度的增加,呈先增高后降低的趋势。花色素苷和Pro含量在海拔1650m时最大,紫外吸收物质含量在海拔1590m时最高;珙桐叶片中超氧化物歧化酶(SOD)的活性随海拔高度的递增而逐渐增加。综合本次研究表明,珙桐在一定海拔范围内,受到高海拔不利环境的胁迫时,可通过自身内部的调节保护自己。

关键词:珙桐;色素;花色素苷;丙二醛;游离脯氨酸;超氧化物歧化酶;紫外吸收物质

中图分类号:S718.4 文献标识码:A 文章编号:1003-5508(2013)02-0010-06

Effects of Altitudes on Physiological Indicators of *Davidia Involucrata* Leaves

ZHANG Shao-xian^{1,2} SU Zhi-xian² GAO Ju² ZHANG Yue³
YANG Jing-tian² WU Qing-gui²

(1. School of Life Science and Engineering Southwest University of Science and Technology Mianyang 621010 Sichuan, China;

2. Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province Mianyang Normal University Mianyang 621000 Sichuan, China;

3. Environment Monitoring Station of Sichuan Suining 629000 Sichuan, China)

Abstract: To explore the physiological adaptation mechanisms of *Davidia involucrate* to altitudes, studies were made of the relationship between pigment, anthocyanin, malondialdehyde, proline, superoxide dismutase and UV-absorbing compounds contents of *Davidia involucrate* leaf blades and altitudes. The research results showed that chlorophyll a and b, carotenoids, MDA content would decrease with the increase of an altitude, the maximum value of chlorophyll a/b ratio occurred at an altitude of 1650 m, while the maximum contents of MDA occurred at an altitude of 1590 m; anthocyanins, UV-absorbing compounds and Pro contents would reduce after first increasing with increasing altitude. The maximum contents of anthocyanins and Pro occurred at an altitude of 1650 m, while the maximum content of UV-absorbing compounds occurred at an altitude of 1590 m; leaf superoxide dismutase (SOD) activity would gradually increase with altitude increasing. In general, when *Davidia involucrate* got stress from adverse environment at high altitudes, it could protect itself by internal regulation in a certain altitude range.

Key words: *Davidia involucrate* Baill., Pigment, Anthocyanin, Malondialdehyde, Free proline, Superoxide dismutase, UV-absorbing compounds

收稿日期:2012-10-18

项目基金:国家自然科学基金(31170319);四川省教育厅项目(11ZB136);四川省社科联项目(MJ-10-05);绵阳师范学院校级课题(1012A03)

作者简介:张绍先(1986-),男,河南虞城,硕士研究生,主要从事植物学研究,E-mail:zxsfly@foxmail.com。

通讯作者:苏智先,教授,主要研究方向为生态学。

引言

近年来,人类活动引起气候的变化,生物带和生物群落地理分布也在发生相应变化,植物分布区域也随之发生改变^[1]。海拔带来的生态因素的差异,是影响植物生长发育、新陈代谢,以及结构功能等相关生理指标的生态因素之一。随海拔的上升,平均气温和大气压降低,太阳辐射增加^[2],这些因素影响了植物的生存环境^[3~5]。生长于高海拔地区的植物在长期的适应过程中,自身形成了一整套应对恶劣环境的生理适应机制,抵御外部不利环境的伤害^[6]。有研究证明,高海拔的低温、强辐射等恶劣环境,诱导植物体内抗氧化物质的积累和抗氧化酶(如SOD等)活性的增强,以抵御活性氧,防止膜脂过氧化,保护细胞免受损伤^[7]。珙桐(*Davidia involucrate* Baill.)属珙桐科(Davidiaceae),是第三纪古热带植物区系的子遗种,珙桐多分布在800 m~2 200 m海拔高度,凉湿型气候区域,且该区域具有潮湿、多雨多雾,夏凉冬寒期长的特点^[8],是我国特有的珍稀濒危植物,被列为国家一级保护植物,素有“活化石”之称,具极高的学术价值^[9]。目前国内有关珙桐研究主要集中在珙桐的群落种内和种间关系^[10]、繁殖技术^[11]及群落分布格局^[12]等方面,因此研究珙桐对海拔生理生态响应机理具有重要意义。

本文以生长于荥经县大相岭的珙桐天然林为实验材料,通过分析比较不同海拔高度珙桐叶片中的色素、花色素苷、紫外吸收物质、丙二醛(MDA)、游离脯氨酸(Pro)含量以及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,简称SOD)的活性变化规律,探讨其高海拔分布的原因和生理生态适应机制,进而为更好地保护这一珍稀濒危物种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

珙桐叶片于2012年5月采自雅安市荥经县大相岭(N:29°58'73",E:102°82'96")。选取珙桐分布较多且连续的样线进行采样,设置4个样点,4个海拔梯度:1 490 m;1 590 m;1 650 m;1 780 m,每个样点选取若干(n=3)株长势相当,无病虫害的植株,在树冠下同一方位采摘1 a生枝上的成熟叶片,分

别采集其叶片,混匀。样品统一编号,用冰盒分装后送回实验室,叶片采回后先于液氮中固定,再于-80℃超低温冰箱保存待用。

1.2 实验方法

叶绿素、类胡萝卜素的测定参照 Lichtenthaler^[13]的丙酮提取法,以单位面积色素含量表示($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$);花色素苷含量的测定参照张昭其等^[14]的方法。用1%的盐酸甲醇溶液进行提取,以 $\text{OD}_{530}-0.25\text{OD}_{657}$ 表示花色素苷的相对含量;丙二醛(MDA)的测定参照 Kramer等^[15]的测定方法,采用双组分分光光度计法, $C_{\text{MDA}}(\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1})=6.45(\text{OD}_{532}-\text{OD}_{600})-0.56(\text{OD}_{450})$,用每克鲜重中MDA的量表示($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$);游离脯氨酸(Pro)含量的测定方法参照张殿忠等^[16]改进的磺基水杨酸法,用 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 表示;超氧化物歧化酶(SOD)含量的测定参照 Beauchamp和 Fridovich^[17]的NBT法,以抑制NBT光化还原的50%为一个酶活性单位表示,SOD的活性表示为 $\text{u}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$;紫外吸收物质的测定参照 Mirecki和 Tetamura^[18]的酸化甲醇法,用单位 $\text{OD}_{300}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 表示植物叶片内紫外吸收物质的含量。

1.3 数据统计分析

应用SPSS PASW Statistics 18.0作相关实验数据的单因素方差分析(one-way ANOVA),SigmaPlot 12.0软件辅助绘图。

2 研究结果

2.1 海拔高度对Chl a、Chl b、Chl(a+b)、Chl a/b值、类胡萝卜素含量的影响

Chl a、Chl b、Chl(a+b)以及类胡萝卜素的含量随海拔的递增均呈减少趋势(表1),在海拔1 490 m Chl a的含量显著高于海拔1 650 m和1 780 m,在海拔1 650 m含量显著高于1 780 m;而在海拔1 490 m和1 590 m Chl a含量差别不大。Chl b含量随海拔的升高呈显著下降的趋势,但在海拔1 650 m和1 780 m含量差异不大。Chl(a+b)含量在各海拔高度间均差异显著;类胡萝卜素在海拔1 780 m含量显著低于其他海拔,但在海拔1 490 m至1 650 m含量变化不显著。从图1可知,Chl a/b的值随海拔高度的递增呈先增高后降低趋势,并在海拔高度1 650 m处达最大值,说明珙桐可以通过自身调节,以适应生存环境。

表 1 珙桐叶片色素与海拔高度变化关系

Table 1 Relations between pigment of *Davidia involucrata* leaf and altitude change

海拔 m Altitude	叶绿素 a $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ Chlorophyll a	叶绿素 b $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ Chlorophyll b	叶绿素 a + b $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ Chlorophyll a + b	类胡萝卜素 $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ Carotenoid
1780	16.070 ± 0.163c	5.196 ± 0.166c	21.265 ± 0.101d	4.150 ± 0.241b
1650	17.177 ± 0.23b	5.217 ± 0.132c	22.394 ± 0.202c	5.775 ± 0.172a
1590	18.388 ± 0.344a	5.880 ± 0.091b	24.268 ± 0.283b	5.656 ± 0.147a
1490	18.573 ± 0.141a	6.146 ± 0.089a	24.718 ± 0.101a	5.807 ± 0.046a
显著性 (P) significance	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***

注: NS $P > 0.05$; * $0.01 < P > 0.05$; ** $0.001 < P > 0.01$; *** $P \leq 0.001$; 数值为平均数 ± 标准差; 同列不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Note: NS $P > 0.05$; * $0.01 < P > 0.05$; ** $0.001 < P > 0.01$; *** $P \leq 0.001$; Values are means ± SD; Values followed by the different letter in the same column are significantly different at the $P 0.05$ level.

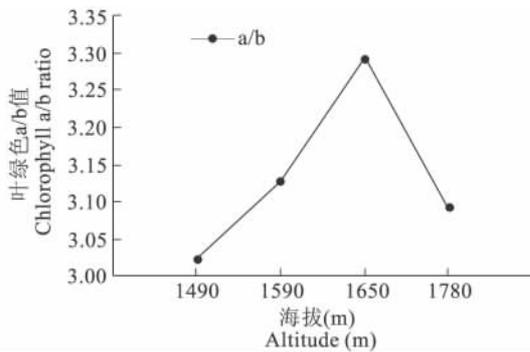


图 1 珙桐叶片叶绿素 a/b 随海拔变化的比较

Fig. 1 Comparison of contents of Chlorophyll a/b in *Davidia involucrata* leaf at different altitudes

2.2 珙桐叶片花色苷含量随海拔的变化

由方差分析可知(如图 2),随着海拔高度的递增,花色苷的含量呈先增高后降低趋势,在海拔 1650m 达最大值,且不同海拔间花色苷的含量差异显著。

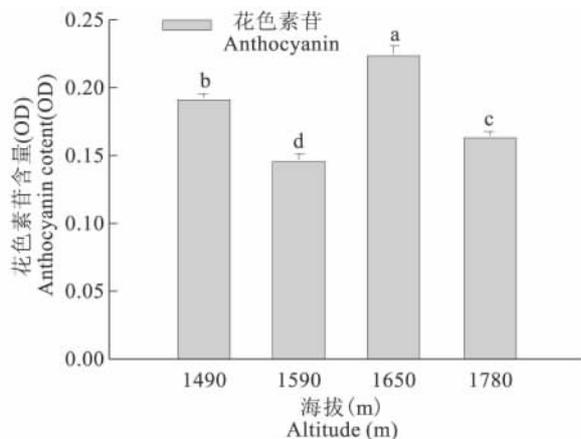


图 2 珙桐叶片花色苷含量随海拔变化的比较

Fig. 2 Comparison of contents of anthocyanin in *Davidia involucrata* leaf at different altitudes

2.3 珙桐叶片中游离脯氨酸 (Pro) 含量与海拔的关系

如图 3 所示,在海拔 1490 m 到 1650 m 范围内,游离脯氨酸 (Pro) 含量随海拔升高而显著增加,

在海拔 1650 m 含量达最大值,超过 1650 m,Pro 的含量又显著下降,但远大于 1490 m 处的 Pro 含量。

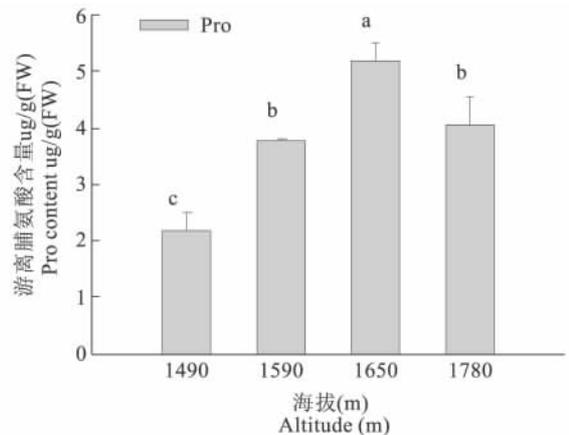


图 3 珙桐叶片中游离脯氨酸 (Pro) 含量随海拔变化的比较

Fig. 3 Comparison of contents of free-proline in *Davidia involucrata* leaf at different altitudes

2.4 珙桐叶片中丙二醛 (MDA) 含量与海拔的关系

MDA 含量随海拔梯度的变化如图 4 所示,在海拔 1590 m 至 1780 m 范围内,随海拔的增高显著降低,MDA 含量在海拔 1490 m 和 1590 m 差异不大,但在海拔 1490 m 含量显著高于其在 1650 m 和 1780 m 的含量。

2.5 珙桐叶片中超氧化物歧化酶 (SOD) 含量与海拔的关系

珙桐叶片中超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性随海拔高度的递增而逐渐增加(图 5),在海拔 1780 m 和 1650 m 时 SOD 的活性较在海拔 1590 m 和 1490 m 高,且在 $P = 0.05$ 水平差异显著。

2.6 珙桐叶片中紫外吸收物质含量与海拔的关系

如图 6 所示,在 1490 m 至 1590 m 范围内,珙桐叶片中紫外吸收物质含量随着海拔的增高而降低,超过 1590 m,其含量显著降低,在海拔 1490 m 处叶片中紫外吸收物质的含量显著高于 1650 m 和

1 780 m 处的含量。

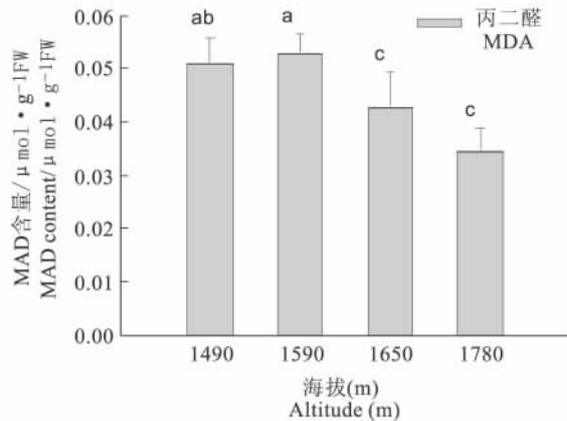


图 4 珙桐叶片丙二醛 (MDA) 含量随海拔变化的比较

Fig. 4 Comparison of Contents of malonaldehyde in *Davidia involucrata* leaf at different altitudes

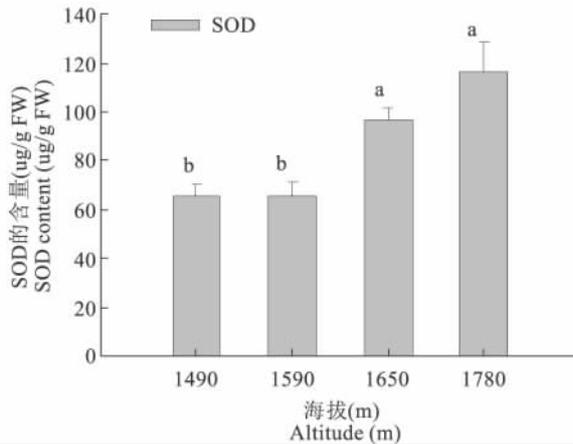


图 5 珙桐叶片中超氧化物歧化酶 (SOD) 含量随海拔变化的比较

Fig. 5 Comparison of Contents of superoxides dismutase in *Davidia involucrata* leaf at different altitudes

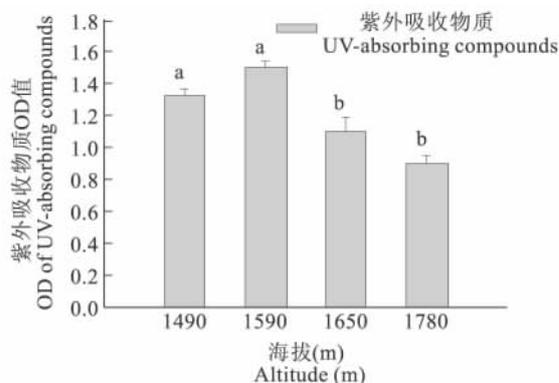


图 6 珙桐叶片中紫外吸收物质含量随海拔变化的比较

Fig. 6 Comparison of Contents of UV-absorbing compounds dismutase in *Davidia involucrata* leaves at different altitudes

3 讨论

生长在不同生境的植物因受到生态因子的不同压力,其生理功能也产生一定的变化,从而形成适应自身生存环境的生理机制^[19-20]。

3.1 海拔高度与叶绿素、类胡萝卜素的关系

Chl a 是光反应中心复合体的主要成分,有利于吸收长波光;Chl b,捕光色素蛋白复合体的重要组成部分,有利于吸收短波光。Chl a/b 值与光合器官的发育状态、光合活性相关类。叶绿素含量能反映出植物的生长及营养状况,影响植物的光合速率^[21-22]。胡萝卜素可以吸收可见光,吸收和传递光能,是对叶绿素捕获光能的补充,有保护叶绿素的作用。光合作用是对环境反应敏感生理过程之一^[23],而叶绿素作为重要的吸光物质,其含量的变化直接影响植物的光合作用,叶绿素含量变化规律与植物生长情况具有较好的正相关性^[24]。研究发现,海拔高度对珙桐叶片叶绿素、类胡萝卜素含量都有显著影响,海拔高度为 1 491 m 时,Chl a、Chl b、Chl (a + b) 和类胡萝卜素含量均最高。随着海拔高度升高,珙桐叶绿素含量降低。这一结果与周党卫等^[25]对生长在不同海拔的珠芽蓼的研究结论一致。同时本研究还发现从海拔 1 490 m 到 1 780 m,珙桐的 Chl a/b 的值呈先增加后降低趋势,而吴栋栋等^[26]对不同海拔长白山岳桦的生理变化的研究显示随着海拔的增高,Chl a/b 值升高,可能是因为不同物种最适生长环境以及对逆境的响应不同。何涛等^[27]对火绒草的研究表明,类胡萝卜素的含量随着海拔的上升呈下降趋势,本研究与前人研究结果相符。此外,类胡萝卜素在植物体内可以抑制清除氧自由基^[28],防止细胞膜产生光破坏。由此可见,随海拔升高,Chl a、Chl b、类胡萝卜素含量的降低和 Chl a/b 的先增高后降低,表明在不同海拔,珙桐能实现自我调节,以适应生存环境,是对高海拔地区低温、强辐射的一种适应。

3.2 海拔高度与花色素苷的关系

花色素苷对植物适应环境有重要意义,可以提高植物的光保护能力、抗寒等对逆境的抗性^[29-31]。已有研究表明紫外可见光、红外光、低温诱导花色素苷的合成^[32],本研究发现,花色素苷的含量在海拔高度 1 650 m 以上较高,可能是因为生长在较高海拔的珙桐生态环境紫外强度较高,温度较低,诱导花色素苷的合成,有利于珙桐适应自身生存环境。由

此可知,对于不同海拔高度的珙桐,可以通过调节自身花色素苷含量适应不同的生活环境。

3.3 海拔对珙桐叶片中游离脯氨酸(Pro)含量的影响

Pro 是植物体内一种重要的抗逆性物质,在逆境条件下(干旱、盐碱、高温、低温等)植物体内 Pro 含量会显著增加。低温条件下,Pro 亲水性极强,能降低胞质凝固点,从而防止细胞脱水,也可维持膜及酶的构象,作为低温渗透调节物质^[33,34]。此外,Pro 还具有清除·OH 的作用^[35]。基于低温伤害学说,通过多次试验证实脯氨酸含量指标可以反映植物受冻害程度和植物抗寒性强弱,脯氨酸能调节植物细胞膜的稳定性^[36]。本实验结果表明:在 1 490 m 至 1 650 m 海拔范围内,游离脯氨酸(Pro)含量随海拔升高而显著增加,当海拔超过 1 650 m 时,Pro 的含量却又显著下降,但显著大于 1 490 m 处的 Pro 含量,这是珙桐对高海拔低温生存环境适应的表现。

3.4 珙桐叶片中 SOD 和 MDA 含量与海拔的关系

SOD 广泛存在于各类生物体中,与生物体内超氧自由基(O_2^-)发生歧化反应,消除 O_2^- 对机体细胞起保护作用^[37]。MDA 的累积与植物在逆境迫害或衰老而导致活性氧累积诱发膜脂过氧化密切相关。是膜脂过氧化最重要的产物之一,可以通过测定 MDA 了解膜脂过氧化程度^[38]。实验结果表明:超氧化物歧化酶(SOD)含量随着海拔高度的递增而显著增加($P < 0.01$),可能是因为高海拔低温抑制了 SOD 的活性,影响了单位酶的催化效率,为适应生存环境就要增加 SOD 含量,这与李小安^[39]等低温胁迫下对扁蓊豆 SOD 活性有增高趋势研究相符。随着 SOD 的含量减少,导致珙桐体内 O_2^- 累积,膜的氧化,所以珙桐叶片中膜脂过氧化产物 MDA 增加。

3.5 珙桐叶片中紫外吸收物质含量与海拔的关系

紫外吸收物质又称紫外吸收色素,其主要成分为黄酮类物质,花青素苷等,在植物适应 UV-B 逆境过程中起重要作用^[40]。J Rozema 等^[41]在对地衣、苔藓和高等植物的研究中发现,植物在受到增强紫外照射的条件下植物体内紫外吸收物质含量相应升高,以保护自身免受紫外线的伤害。本实验结果表明,在低于海拔 1 590 m 范围内,珙桐叶片中紫外吸收物质含量随着海拔的增高而增高,超过海拔 1 590 m 其含量显著降低,且低海拔紫外吸收物质的含量显著高于其在高海拔的含量,可能是因为珙桐在受到高海拔高辐射的胁迫时,可通过调节自身

紫外吸收物质的累积,来抵御 UV-B 的灼伤,适应不同的生存逆境。

综上所述表明,随着海拔的升高,环境不断的恶化(低温、高紫外辐射、低氧等因素),珙桐受到逆境的胁迫逐渐加剧,在光合色素方面形成了一定的生理生态适应,表现为海拔增高,Chl a、Chl b、Chl(a+b)和类胡萝卜素的降低以及 Chl a/b 的先增高后降低。紫外吸收物质的含量也有显著变化,在海拔 1 590 m 时达最大值。在抗寒系统方面,随海拔的增加,Pro 的含量逐渐增高,说明高海拔的低温条件下,珙桐受到较为严重的生理胁迫。花色素苷的含量随海拔增高呈先增高后降低趋势,在海拔 1 650 m 达最大值。在抗氧化系统方面,随着海拔的增高,SOD 的含量逐渐增高,MDA 的含量逐渐降低。由此可见,一定海拔范围内,珙桐自身的保护系统能够及时清除活性氧,使细胞内的氧自由基保持在较低水平,从而是珙桐受到较小伤害。随着海拔的不断升高,尽管珙桐自身形成了一定的生态适应机制,但是高海拔的不利环境对其的胁迫仍然会超过其内部保护系统的承受能力,不利于珙桐的生长发育,也许这就是限制珙桐向更高海拔分布的原因。此研究为对珙桐的保护和进一步研究提供理论依据,今后可从分子水平做深入研究,揭示珙桐对生长环境的适应的本质。

致谢:非常感谢国家自然科学基金(31170319),四川省教育厅项目(11ZB136)和四川省社科联项目(MJ-10-05)的大力支持。

参考文献:

- [1] 张清华,郭泉水,徐德应.气候变化对我国珍稀濒危树种—珙桐地理分布的影响研究[J].林业科学,2000,36(2):47~52.
- [2] Friend A D,Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment[J]. Adv Ecol Res,1990,20:59~124.
- [3] 王赞,胡莉娟,段元文,等.岩白菜(虎耳草科)不同海拔居群的繁殖分配[J].云南植物研究,2010,32(3):270~280.
- [4] 樊宝丽,孟金柳,赵志刚,等.海拔对青藏高原东部毛茛科植物繁殖特征和资源分配的影响[J].西北植物学报,2008,28(4):0805~0811.
- [5] 刘维峰,王摇杰,王摇勇,等.三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异[J].生态学报,2012,32(17):5454~5466.
- [6] 朱军涛,李向义,张希明,等.昆仑山北坡不同海拔塔里木沙拐枣的光合生理生态特性[J].生态学报,2011,31(3):0611~0619.
- [7] Walker M A,McKersie B D. Role of the ascorbate-gluthione antioxidant system in chilling resistance of tomato [J]. Journal of

- Plant Physiology, 1993, 141: 234 ~ 239.
- [8] 胡进耀, 苏智先, 黎云祥. 珙桐生物学研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2003, 22(4): 15 ~ 19.
- [9] 吴刚, 肖寒, 李静, 马克明. 珍稀濒危植物珙桐的生存与人为活动的关系[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 493 ~ 496.
- [10] 朱利君, 苏智先, 胡进耀, 等. 珙桐群落种间关系的研究[J]. 广西植物, 26(1): 32 ~ 37.
- [11] 衡勇, 吴松, 何银玲, 等. 珙桐的生物学特性与繁殖技术[J]. 现代农业科学, 2008, 1(1): 36 ~ 37.
- [12] 杨成华, 张劫, 彭光明, 等. 贵州省纳雍县珙桐群落研究[J]. 贵州林业科技, 2012, 40(1): 8 ~ 13.
- [13] Lichtenthaler H. K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. Methods Enzymol, 1987, 148: 350 ~ 382.
- [14] 张昭其, 庞学群, 段学武, 季作梁. 荔枝果皮褐变过程中花色苷含量的变化及测定[J]. 华南农业大学学报, 2002, 23(1): 16 ~ 19.
- [15] Kramer G F, Norman H A, Krizek D T et al. Mirecki. Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber [J]. Phytochemistry, 1991, 30: 2101 ~ 2108.
- [16] 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(4): 62 ~ 65.
- [17] Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels [J]. Anal. Biochem, 1971, 44: 276 ~ 0287.
- [18] Mirecki R M, Tetamura A H. Effects of ultraviolet - B irradiance on soy bean [J]. Physio, 1984, 4: 475 ~ 480.
- [19] 刘爱荣, 赵可夫. 盐胁迫对盐芥生长及硝酸还原酶活性的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(5): 469 ~ 476.
- [20] 任红玉, 李东洛, 吴志光, 等. 在紫外辐射 B 胁迫下钙对大豆幼苗若干生物学特征的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(7): 5 ~ 9.
- [21] 叶倩, 刘志国, 蔡永立, 等. 田玉鹏福建梅花山 57 种常绿树叶片叶绿素特征分析[J]. 亚热带植物科学, 2008, 37(2): 11 ~ 16.
- [22] 杨丹, 曲柏宏. 苹果梨叶片叶绿素含量变化规律[J]. 湖北农业学报, 2007, 46(4): 585 ~ 587.
- [23] 潘瑞焱. 植物生理学 [M]. 第五版. 北京: 高等教育出版社, 2004: 56 ~ 95.
- [24] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东石砾叶的生长及其光合作用[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 212 ~ 217.
- [25] 周党卫, 朱文琰, 滕中华, 等. 不同海拔珠芽蓼抗氧化系统的研究[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(5): 489 ~ 492.
- [26] 吴栋栋, 周永斌, 于大炮, 等. 不同海拔长白山岳桦的生理变化[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2279 ~ 2285.
- [27] 何涛, 吴学明, 王学仁, 等. 不同海拔火绒草光合特性的研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(12): 2519 ~ 2523.
- [28] 韩利军, 阳成伟, 欧志英. 类胡萝卜素的生物合成途径及生物学功能研究进展[J]. 生物学杂志, 2002, 19(6): 1 ~ 3.
- [29] 宋莉英, 孙兰兰, 舒展, 等. 夏季高光下入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片变红的生理功能[J]. 生物多样性, 2009, 17(2): 188 ~ 194.
- [30] 薛占军, 高志奎, 王梅, 等. 茄子 (Solanum melongena L.) 叶片上表皮紫色花色苷对光和机构的保护效应[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1374 ~ 1381.
- [31] 姜卫兵, 徐莉莉, 翁忙玲, 等. 环境因子及外源化学物质对植物花色苷的影响[J]. 生态环境学报, 2009, 18(4): 1546 ~ 1552.
- [32] 孙明霞, 王宝增, 范海, 赵可夫. 叶片中的花色苷及其对植物适应环境的意义[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(6): 688 ~ 694.
- [33] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 第二版. 北京: 高等教育出版社, 2006, 5: 278 ~ 279.
- [34] 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关系研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 554 ~ 559.
- [35] Nicholas Smirnoff, Quinton J. Cumbes. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes [J]. Phytochemistry, 1989, 28(4): 1057 ~ 1060.
- [36] 王荣富. 植物抗寒指标的种类及应用[J]. 植物生理学通讯, 1987, 3(3): 49 ~ 55.
- [37] 黎瑞珍, 杨庆建, 陈贻锐. 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的测定及其应用研究[J]. 琼州大学学报, 2004, 11(5): 34 ~ 36.
- [38] 王根轩, 杨成德, 梁厚果. 蚕豆叶片发育与衰老过程中超氧化物歧化酶活性与丙二醛含量变化[J]. 植物生理学报, 1999, 15(1): 13 ~ 17.
- [39] 李小安, 周青平. 低温胁迫对扁蓿豆的脯氨酸含量和 POD、SOD 酶活性的影响[J]. 青海大学学报(自然科学版), 2009, 27(1): 60 ~ 63.
- [40] Ormrod D P, Landry LG, Conklin P L. Short term UV-B radiation and ozone exposure effects on aromatic secondary metabolite accumulation and shoot growth of flavonoid-deficient *Arabidopsis* mutants [J]. Physiol Plant, 1995, 93(4): 602 ~ 610.
- [41] Rozema J, Björn L O, Bornman J F et al. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems—an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2002, 66(1): 2 ~ 12.