

黄土丘陵沟壑区不同立地环境下植物的抗氧化特性

胡澍¹, 焦菊英^{2*}, 杜华栋², 苗芳³

(1. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要:通过野外取样,对黄土丘陵沟壑区坡沟系统 5 种立地环境(阳坡沟谷地和沟间地、峁顶、阴坡沟间地和沟谷地)下 19 种主要物种叶片的膜脂过氧化指标丙二醛(MDA)含量,3 种抗氧化酶即超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性,及 2 种非酶抗氧化物质即还原型谷胱甘肽(GSH)和类胡萝卜素(Car)含量进行了测定与分析,旨在探讨不同物种适应不同立地环境的抗氧化特性。结果表明:各立地环境下物种间的 MDA 积累量均呈极显著差异($P < 0.01$),说明各立地环境的胁迫均导致供试物种遭受不同程度的膜脂过氧化作用,其中互生叶醉鱼草的膜脂过氧化水平最高,猪毛蒿的最低;在不同立地环境间,白羊草、达乌里胡枝子、阿尔泰狗娃花和狼牙刺的各抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量均无显著差异($P > 0.05$),中华隐子草、糙隐子草、长芒草、草木樨状黄芪、糙叶黄芪、甘草、菊叶委陵菜、猪毛蒿、铁杆蒿、芫蒿、沙棘、杠柳和互生叶醉鱼草存在显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)差异,说明在不同立地环境下,前者均采用多种抗氧化酶和非酶抗氧化物质协同抵御胁迫的策略,后者则调用不同抗氧化酶或非酶抗氧化物质发挥主要抵御作用;由于植物科属和碳同化途径的差异,其抗氧化特性也存在差异;菊科和豆科植物分别主要通过 CAT 和 SOD 减轻活性氧的伤害,禾本科植物则能以较高的 SOD、POD 活性和 Car 含量维持较低的膜脂过氧化水平, C_4 植物比 C_3 植物具有较高的 GSH 和 Car 含量。隶属函数法综合评价表明,中华隐子草的抗氧化能力最强,互生叶醉鱼草的最弱。

关键词:黄土丘陵沟壑区;立地环境;膜脂过氧化作用;抗氧化酶;非酶抗氧化物质

中图分类号:Q948.11;Q945.78 文献标识码:A 文章编号:1004-5759(2014)05-0001-12

DOI:10.11686/cyxb20140501

黄土丘陵沟壑区光照强度大,暴雨、径流集中,黄土质地疏松,养分流失严重,加之人为破坏活动强烈,对该区植物往往构成光照、水分和养分等生态因子的胁迫。因此,选择抗性较强的物种对该区植被和生态修复具有重要意义。胁迫往往导致植物体内活性氧积累,诱发或加快细胞膜脂过氧化作用^[1],破坏细胞膜结构与功能。然而,植物在长期进化中形成了清除活性氧的防卫系统^[2],包括抗氧化酶与非酶抗氧化物质。若抗氧化酶的活性或非酶物质的含量较高,能保持相对稳定甚至显著升高,则可维持较低的膜脂过氧化水平,减轻活性氧的伤害^[3]。植物在胁迫条件下的膜脂过氧化反应和抗氧化系统的变化已广泛应用于植物对胁迫的反应机理研究,并且具有重要的应用价值,可为较强抗性的物种选择提供理论基础^[4-5]。目前,研究植物自身抗氧化系统对生态因子胁迫的响应机制,多采取某生态因子胁迫下的盆栽或试管控制试验^[6-8],然而在自然气候条件下,各生态因子胁迫对植物抗氧化系统的影响不是孤立的,而是综合的、相互联系的。因此,本研究选择在黄土丘陵沟壑区沟坡的自然立地环境下进行取样,探讨不同立地环境各生态因子综合胁迫下主要物种的抗氧化策略,并综合评价其抗氧化能力,为选择加快该区植被和生态修复的适宜物种提供抗氧化特性方面的依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究选取了黄土丘陵沟壑区延河流域安塞县境内的 2 个小流域三王沟和陈家峁作为重复(图 1)。研究区

收稿日期:2013-10-11;改回日期:2013-11-20

基金项目:国家自然科学基金重点项目“黄土丘陵区土壤侵蚀对植被恢复过程的干扰与植物的抗侵蚀特性研究”(41030532)资助。

作者简介:胡澍(1989-),女,陕西西安人,硕士。E-mail:hushumemory2008@126.com

* 通讯作者。E-mail:jjiao@ms.iswc.ac.cn

属温暖半干旱大陆性气候,年平均气温 8.8~10.2℃,年日照时数 2300~2400 h,年平均降雨量 520 mm 左右,6—9月降水量占年降水量的 75%以上,多以暴雨形式出现,且局部雷暴雨发生频繁,强度大^[9];海拔 1056~1443 m,土壤类型以黄绵土为主;天然草地、退耕草地、有林地和灌木林地共占流域面积的 81%左右,表现出森林草原带的基本特征。乔木主要为一些散生树种,如小叶杨(*Populus simonii*)、榆树(*Ulmus pumila*)和杜梨(*Pyrus betulifolia*)等,灌木多为森林带的一些优势种和次优势种,如狼牙刺(*Sophora davidii*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)和紫丁香(*Syringa oblata*)等,还有以铁杆蒿(*Artemisia vestita*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)、白羊草(*Bothriochloa ischcemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)等优势种组成的草原植被^[10]。

1.2 样地选择

在所选小流域分别选取阳坡沟谷地、阳坡沟间地、峁顶、阴坡沟间地和阴坡沟谷地 5 种立地环境(图 2),每个小流域每种立地环境选取 3 个重复样地。

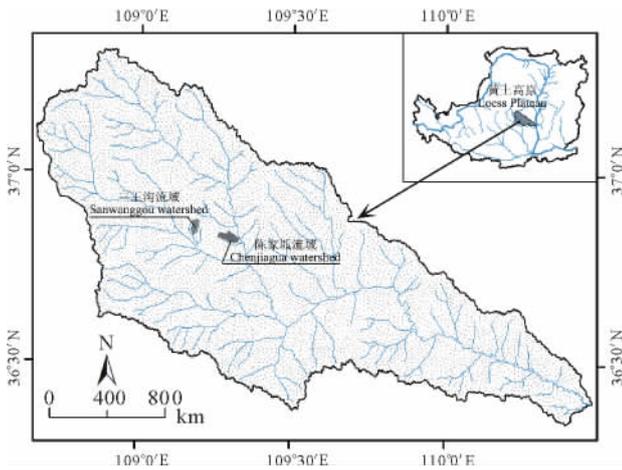


图 1 小流域分布图

Fig.1 The distribution diagram of small watersheds

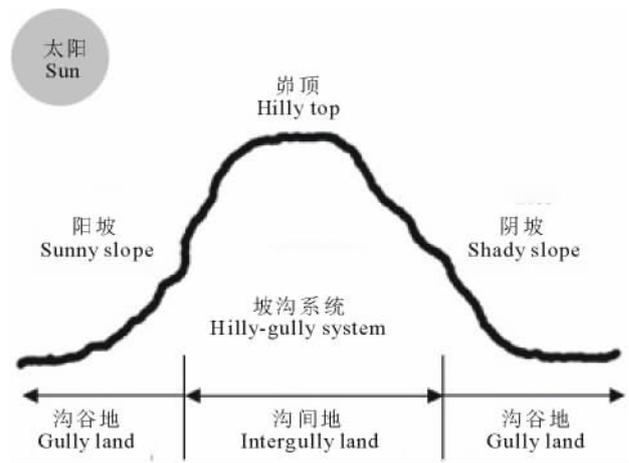


图 2 样地示意图

Fig.2 The schematic diagram of sample plots

依据王力等^[11]的土壤干层分级标准和全国第二次土壤普查养分分级标准^[12],由图 3 可知,峁顶和阳坡土壤分别存在轻度和中度干层现象,5 种立地环境的土壤有机质和全氮均处于极缺乏状态。各立地环境由于地形和土壤侵蚀的差异,造成光热和降水的再分配,因而其光照、土壤水分和养分等生态因子也存在差异,即光照在阳坡沟谷地强,在阳坡沟间地和峁顶更强,越过峁顶从阴坡沟间地到阴坡沟谷地逐渐变弱;土壤含水量、有机质和全氮含量从阴坡沟谷地最高,到阴坡沟间地越过峁顶到阳坡沟间地降到最低,到阳坡沟谷地又呈升高趋势(图 3)。因此,各生态因子对植物的综合胁迫程度应为阴坡沟谷地<阴坡沟间地<峁顶<阳坡沟谷地<阳坡沟间地。

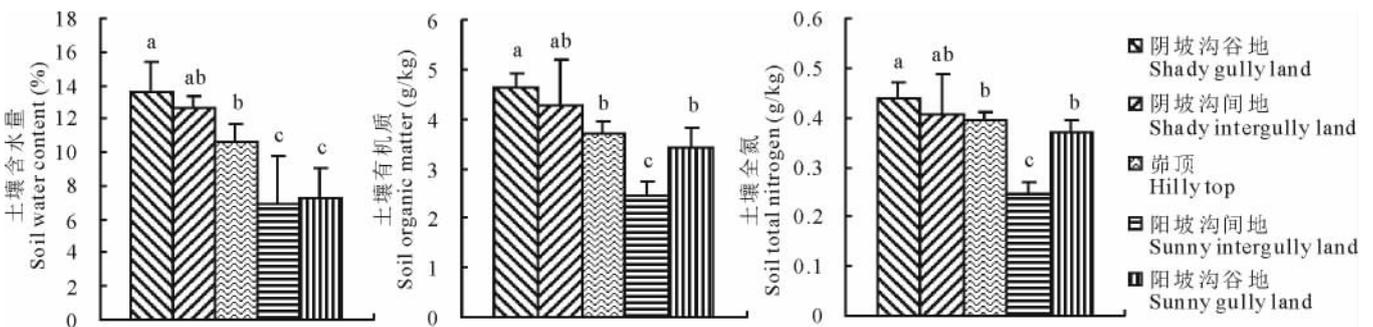


图 3 不同立地环境的土壤水分(0~100 cm)与养分(0~20 cm)状况

Fig.3 The soil moisture (0—100 cm) and nutrient (0—20 cm) statuses on different sites

1.3 物种选择与采集

通过对样地内出现的物种的重要值进行计算,选择重要值较高的物种作为采集对象,包括 8 科 15 属 19 种。于 2012 年 7 月 25 日—8 月 8 日 12:00—15:00,即光强最大,气温与土温最高时采集对环境变化最为敏感的植物营养器官——叶片^[13],并要求其生长良好无损伤,禾本科植物采集从顶叶向下的第 3 或 4 片叶,双子叶植物采集从顶上第 1 枝向下第 4 枝的枝中叶,且每个物种在其样地均采集 3 个重复。采集后迅速放入液氮罐,带回实验室于 -80°C 冰箱保存待测。

1.4 指标选择与测定

超氧化物歧化酶(SOD)是植物最重要的抗氧化酶之一,能歧化分子氧活化的第一个中间物即超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)生成 H_2O_2 和 O_2 ,组成了细胞体内第一道抗氧化防线^[14],其活性大小是植株抗性的良好指标^[15]。然而,SOD 的活性受 H_2O_2 的抑制^[16],这时过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和非酶物质还原型谷胱甘肽(GSH)对 H_2O_2 的清除将有利于 SOD 活性的发挥。POD 主要包括谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)和抗坏血酸过氧化物酶(APX),且两者对 H_2O_2 的亲合性很高,能通过 Halliwell-Asada 途径清除叶绿体内的 H_2O_2 ,是重要的叶绿体保护酶^[17],GSH 则是协助 APX 和 GPX 清除 H_2O_2 。而 CAT 对 H_2O_2 的亲合性较低,对体内 H_2O_2 的作用有限,主要清除光呼吸中产生的 H_2O_2 ^[17]。叶绿体内的 Car 还是最重要的单线态氧($^1\text{O}_2$)淬灭剂,既可与三线态叶绿素(^3Chl)作用防止 $^1\text{O}_2$ 产生,也可将 $^1\text{O}_2$ 转变成基态氧分子^[18],从而保护叶绿体免受光氧化损伤。因此,通过测定与分析这些主要抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 的活性与非酶抗氧化物质 GSH 和 Car 的含量,可大致阐明供试物种的抗氧化特性。SOD、POD 和 CAT 活性分别采用氮蓝四唑法、愈创木酚显色法和紫外吸收法测定^[19-20],GSH 和 Car 含量分别采用 DTNB 比色法和丙酮—乙醇混合液法测定^[20-21]。丙二醛(MDA)是植物膜脂过氧化最主要的产物之一,其含量通常用于评价膜脂过氧化的程度^[22],并采用双组分分光光度法进行测定^[23]。

1.5 数据处理

采用 SPSS 16.0 分别对各立地环境下不同物种间和各物种在不同立地环境间的指标值进行单因素方差分析,再选用 LSD 作多重比较。

采用隶属函数法综合评价供试物种的抗氧化能力^[24]。首先求出各指标在各物种中的隶属函数值,即 X_u , $X_u = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$, X 为供试物种某一指标的测定值, X_{\max} 、 X_{\min} 分别为所有供试物种中该指标的最大值和最小值,SOD、POD、CAT、GSH 和 Car 指标均适用于此公式,其隶属函数值大,则其活性或含量较高;若某一指标与抗氧化能力呈负相关,则由反隶属函数计算其隶属函数值,即 $X_u = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$,MDA 指标适用于此公式,其隶属函数值大,则其膜脂过氧化水平较低。然后求出各物种所有指标的平均隶属函数值,以此来评定抗氧化能力的强弱。

2 结果与分析

2.1 膜脂过氧化水平

各立地环境下不同物种间的 MDA 积累量均存在极显著差异($P < 0.01$),在阴坡沟谷地和阳坡沟间地,均为茭蒿的 MDA 积累量最大,在阴坡沟间地、峁顶和阳坡沟谷地,均为互生叶醉鱼草的 MDA 积累量最大;在阴坡沟谷地,糙叶黄芪的 MDA 积累量最小,在阴坡沟间地和阳坡沟谷地,均为草木樨状黄芪的 MDA 积累量最小,在峁顶和阳坡沟间地,均为猪毛蒿的 MDA 积累量最小,表明各立地环境的胁迫均导致供试物种遭受不同程度的膜脂过氧化作用。此外,互生叶醉鱼草的 MDA 隶属函数值在所有供试物种中最小(表 1),因而它的膜脂过氧化水平最高,而猪毛蒿的 MDA 隶属函数值最大,膜脂过氧化水平最低。

由表 1 还可知,铁杆蒿、茭蒿、狼牙刺、白羊草、杠柳、阿尔泰狗娃花、长芒草和中华隐子草在不同立地环境间的 MDA 积累量差异均不显著($P > 0.05$),而其他供试物种(除披针叶苔草和野菊外)的呈显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)差异。菊叶委陵菜的 MDA 积累量从阴坡沟谷地到峁顶降低幅度不大,再到阳坡沟谷地呈显著升高的趋势($P < 0.05$),甘草的 MDA 积累量从阴坡沟间地到峁顶极显著地降低($P < 0.01$),越过峁顶到阳坡沟谷地再到阳坡沟间地又逐渐升高。而糙隐子草、草木樨状黄芪、互生叶醉鱼草和沙棘的 MDA 积累量从阴坡到峁顶极显著升高,再到阳坡又极显著降低($P < 0.01$)。

表 1 供试物种在不同立地环境下的 MDA 含量及其隶属函数值

Table 1 MDA contents (on different sites) of the test species and corresponding subordinate function values

供试物种 The test species	阴坡沟谷地 Shady gully land (nmol/g FW)	阴坡沟间地 Shady intergully land (nmol/g FW)	峁顶 Hilly top (nmol/g FW)	阳坡沟谷地 Sunny gully land (nmol/g FW)	阳坡沟间地 Sunny intergully land (nmol/g FW)	隶属函数值 Subordinate function value
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	—	25.33±0.20	—	29.05±29.60	19.69±18.92	0.986
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	—	24.14±0.19 B	29.83±0.65 A	—	20.20±0.16 C	0.986
白羊草 <i>Bothriochloa ischcemum</i>	—	—	76.09±14.72	74.92±26.20	54.23±20.01	0.914
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	24.55±2.29	27.92±3.74	30.22±12.33	28.60±4.63	28.39±7.32	0.981
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotooides</i>	—	19.85±0.16 B	23.99±0.19 A	15.28±0.12 C	—	0.994
糙叶黄芪 <i>Astragalus scaberimus</i>	18.49±0.15 D	52.16±0.42 C	—	67.69±0.54 A	63.83±0.51 B	0.944
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	106.90±4.84 b	155.31±4.73 a	144.58±12.03 a	151.67±11.28 a	133.77±20.17 a	0.799
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	—	126.51±1.01 A	93.55±13.39 B	64.84±0.52 B	76.27±0.61 B	0.878
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	114.02±17.50 b	—	112.00±4.79 b	155.62±1.24 a	—	0.817
披针叶苔草 <i>Carex lancifolia</i>	50.21±3.96	—	—	—	—	0.944
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	—	32.80±1.63	35.19±10.46	25.29±4.03	26.07±8.01	0.978
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	19.71±0.16 a	20.45±0.16 a	13.56±3.35 b	—	11.74±1.05 b	1.000
野菊 <i>Dendranthema indicum</i>	29.34±4.50	—	—	—	—	0.979
铁杆蒿 <i>Artemisia vestita</i>	198.15±137.81	196.42±126.90	55.34±16.57	213.72±138.98	214.61±65.32	0.738
芫蒿 <i>Artemisia giraldii</i>	371.88±100.12	409.30±43.46	—	386.81±95.82	368.37±50.06	0.394
狼牙刺 <i>Sophora davidii</i>	—	—	—	69.16±6.44	70.73±0.57	0.912
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	—	29.55±2.34 B	40.66±3.42 A	—	28.50±0.23 B	0.973
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	—	98.89±0.79	—	70.74±38.01	123.98±34.87	0.866
互生叶醉鱼草 <i>Buddleja alternifolia</i>	—	573.66±4.59 B	776.55±36.03 A	520.42±4.16 C	—	0.000

1) “—”表示物种未在该立地环境出现,表 2 同。The “—” meant the species did not appear at the site condition, the same as Table 2.

2) 字母表示同一物种在不同立地环境间的差异水平,小写字母表示显著性水平($P < 0.05$),大写字母表示极显著水平($P < 0.01$),表 2 同。The letter meant differences among sites for each species, small letter meant significant level ($P < 0.05$), capital letter meant highly significant level ($P < 0.01$), the same as Table 2.

2.2 抗氧化特性

各立地环境下不同物种间的各抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量差异基本上呈极显著水平($P < 0.01$)。SOD 活性在阴坡沟谷地、阴坡沟间地和阳坡沟谷地均为达乌里胡枝子最高,芫蒿最低;POD 活性在阴、阳坡均为糙叶黄芪最高,而披针叶苔草、达乌里胡枝子、甘草、菊叶委陵菜和沙棘在不同立地环境的 POD 活性均很低,近于 $0 \mu\text{g}/(\text{g FW} \cdot \text{min})$;CAT 活性在阴坡沟间地和峁顶均为互生叶醉鱼草最高;GSH 含量在阴坡沟谷地、阴坡沟间地和阳坡沟谷地均为芫蒿最大,长芒草最小;Car 含量在峁顶和阳坡沟间地均为糙隐子草最大,在阴坡沟间地和阳坡均为糙叶黄芪最小。

隶属函数值则表示各抗氧化酶或非酶抗氧化物质在不同立地环境的平均表现。由表 2 可知,达乌里胡枝子的 SOD 隶属函数值相对于其他供试物种最大而芫蒿的最小,糙叶黄芪的 POD 隶属函数值最大,互生叶醉鱼草的 CAT 隶属函数值最大而糙隐子草的最小,芫蒿的 GSH 隶属函数值最大而长芒草的最小,糙隐子草的 Car 隶属函数值最大而野菊的最小;4 种禾本科和 5 种豆科植物的 SOD 隶属函数值均大于 5 种菊科和其他科植物,4 种禾本科植物的 POD 和 Car 隶属函数值也均高于 5 种菊科植物,菊科植物阿尔泰狗娃花的 CAT 隶属函数值仅低于互生叶醉鱼草,野菊、铁杆蒿和芫蒿的 CAT 隶属函数值也较高。从表 2 还可以发现, C_4 植物中华隐子草、糙隐子草和白羊草比 C_3 植物长芒草、狼牙刺、披针叶苔草、沙棘、阿尔泰狗娃花和猪毛蒿具有较高的 GSH 和 Car 隶属函

表 2 供试物种在不同立地环境下的抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量及其隶属函数值
 Table 2 Antioxidant enzyme activities and non-enzymatic antioxidant contents (on different sites)
 of the test species and corresponding subordinate function values

供试物种 The test species	指标 Index	阴坡沟谷地 Shady gully land	阴坡沟间地 Shady intergully land	山顶 Hilly top	阳坡沟谷地 Sunny gully land	阳坡沟间地 Sunny intergully land	隶属函数值 Subordinate function value
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	SOD	—	1069.38±8.56	—	1242.12±171.47	1169.59±171.44	0.769
	POD	—	21.07±0.17	—	20.49±6.91	21.08±6.40	0.063
	CAT	—	239.22±1.91	—	311.93±145.54	330.09±255.03	0.303
	GSH	—	2487.41±19.90 a	—	1989.69±73.71 b	2250.65±466.71 ab	0.600
	Car	—	4.54±0.48	—	4.70±0.24	4.73±0.55	0.847
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	SOD	—	1460.63±11.69 A	1365.38±146.77 A	—	1047.75±8.38 B	0.903
	POD	—	22.51±0.18 B	26.07±25.31 B	—	71.09±0.57 A	0.121
	CAT	—	42.96±0.34 b	269.39±221.36 a	—	0.01±0.00 b	0.000
	GSH	—	1843.50±14.75 A	1613.76±161.75 B	—	1290.32±10.32 C	0.294
	Car	—	4.73±0.37	5.48±1.06	—	5.14±0.39	1.000
白羊草 <i>Bothriochloa ischcemum</i>	SOD	—	—	1206.77±285.78	1270.39±244.06	1288.97±104.89	0.866
	POD	—	—	8.49±1.52	10.77±2.41	8.60±3.21	0.028
	CAT	—	—	174.71±213.31	189.15±69.12	153.84±217.54	0.110
	GSH	—	—	1338.94±293.34	1670.80±180.31	1579.37±132.00	0.269
	Car	—	—	4.81±0.67	4.35±0.62	4.27±0.40	0.733
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	SOD	1296.11±123.71	1224.84±163.50	1216.25±94.35	1237.22±241.69	1256.36±185.91	0.857
	POD	92.18±43.72	110.17±22.40	93.32±29.19	123.04±45.08	111.07±44.60	0.321
	CAT	413.86±130.74	579.92±267.22	566.19±372.52	733.43±331.68	581.55±331.86	0.754
	GSH	856.01±46.67	952.08±37.92	933.91±115.73	997.23±172.91	1004.00±107.58	0.000
	Car	2.88±0.10 b	2.76±0.48 b	3.55±0.91 ab	3.46±0.43 ab	3.87±0.46 a	0.399
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	SOD	—	1189.92±9.52 B	1256.16±10.05 A	1089.44±8.72 C	—	0.787
	POD	—	53.94±0.43 C	96.24±0.77 B	110.45±0.88 A	—	0.263
	CAT	—	212.78±1.70 C	357.33±2.86 B	466.37±3.73 A	—	0.386
	GSH	—	1612.71±12.90 A	1610.32±12.88 B	1445.87±11.57 C	—	0.269
	Car	—	4.39±0.04 C	4.83±0.04 A	4.45±0.04 B	—	0.814
糙叶黄芪 <i>Astragalus scaberimus</i>	SOD	1361.17±10.89 A	1176.31±9.41 C	—	1139.95±9.12 D	1336.46±10.69 B	0.865
	POD	247.55±1.98 C	223.06±1.78 D	—	557.75±4.46 A	292.54±2.34 B	1.000
	CAT	472.77±3.78 C	658.77±5.27 A	—	567.96±4.54 B	468.53±3.75 D	0.701
	GSH	1215.70±9.73 A	1051.49±8.41 D	—	1065.31±8.52 C	1136.36±9.09 B	0.078
	Car	3.02±0.02 A	2.54±0.15 B	—	2.49±0.02 B	1.54±0.01 C	0.099
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	SOD	1422.88±46.60	1474.64±50.46	1410.33±69.80	1452.22±73.21	1166.83±192.16	1.000
	POD	0.03±0.00	0.02±0.01	0.07±0.09	0.02±0.01	0.02±0.03	0.000
	CAT	212.90±2.15	262.51±109.56	99.23±118.02	90.47±83.57	262.94±227.62	0.130
	GSH	1435.48±178.55	1416.53±101.44	1780.69±211.75	1723.71±311.02	1606.52±257.63	0.299
	Car	4.62±0.87	4.22±0.75	4.38±0.06	4.22±0.22	4.01±0.49	0.726
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	SOD	—	1410.61±11.28 A	1216.64±262.00 AB	1035.29±8.28 B	1346.81±10.77 A	0.863
	POD	—	0.01±0.00	0.01±0.00	0.01±0.00	0.01±0.00	0.000
	CAT	—	29.87±0.24 D	287.72±44.57 B	389.46±3.12 A	211.20±1.69 C	0.201
	GSH	—	1489.70±11.92 A	1282.14±118.53 BC	1196.41±9.57 C	1326.51±10.61 B	0.174
	Car	—	2.74±0.81	2.76±0.56	2.67±0.02	2.96±1.22	0.226

续表 2 Continued

供试物种 The test species	指标 Index	阴坡沟谷地 Shady gully land	阴坡沟间地 Shady intergully land	茆顶 Hilly top	阳坡沟谷地 Sunny gully land	阳坡沟间地 Sunny intergully land	隶属函数值 Subordinate function value
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	SOD	1361.66±38.92 A	—	1019.87±173.60 B	1020.39±8.16 B	—	0.742
	POD	0.01±0.00 B	—	0.05±0.03 A	0.01±0.00 B	—	0.000
	CAT	495.39±154.63 a	—	391.25±521.83 ab	0.00±0.00 b	—	0.306
	GSH	1190.85±171.65	—	1282.14±166.84	1201.92±9.62	—	0.128
	Car	4.05±0.45 b	—	4.50±0.22 a	3.89±0.03 b	—	0.678
披针叶苔草 <i>Carex lancifolia</i>	SOD	1101.09±134.87	—	—	—	—	0.708
	POD	0.01±0.00	—	—	—	—	0.000
	CAT	526.52±137.65	—	—	—	—	0.676
	GSH	1064.82±7.62	—	—	—	—	0.054
	Car	3.22±0.97	—	—	—	—	0.371
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	SOD	—	1003.58±84.73	1033.79±222.38	1085.85±314.64	1032.26±502.82	0.644
	POD	—	2.36±0.51	5.49±4.62	5.03±1.41	5.40±3.61	0.014
	CAT	—	434.96±445.39	340.64±105.08	1156.57±906.62	550.69±528.32	0.827
	GSH	—	1309.21±66.61	1288.48±113.88	1286.60±45.59	1287.80±178.34	0.160
	Car	—	3.22±0.08	3.30±0.36	3.06±0.18	2.99±0.39	0.346
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	SOD	1042.15±8.34 ab	1130.57±9.04 a	914.70±90.08 b	—	922.96±203.21 b	0.607
	POD	1.94±0.02	1.25±0.01	1.45±0.81	—	1.74±0.81	0.005
	CAT	126.13±1.01	—	331.98±335.33	—	349.88±388.14	0.264
	GSH	1663.23±13.31 A	1080.05±8.64 C	1599.18±189.84 AB	—	1378.43±39.23 B	0.223
	Car	2.82±0.25	3.14±0.18	2.73±0.01	—	3.13±0.26	0.283
野菊 <i>Dendranthema indicum</i>	SOD	1167.12±299.29	—	—	—	—	0.776
	POD	6.78±4.25	—	—	—	—	0.021
	CAT	522.54±217.20	—	—	—	—	0.670
	GSH	1023.97±126.08	—	—	—	—	0.035
	Car	2.10±0.38	—	—	—	—	0.000
铁杆蒿 <i>Artemisia vestita</i>	SOD	880.78±274.26 ab	1056.27±214.22 a	597.47±30.27 b	941.77±247.89 ab	1228.19±89.31 a	0.543
	POD	3.07±0.81	2.34±1.07	2.69±0.95	3.33±1.36	1.92±0.45	0.008
	CAT	174.54±82.84	486.46±351.63	452.92±453.81	373.54±256.02	524.40±29.80	0.477
	GSH	1329.18±21.73	1331.20±111.55	1271.63±150.43	1387.94±127.84	1238.45±76.28	0.168
	Car	2.81±0.18 b	3.20±0.39 ab	3.37±0.15 a	2.88±0.36 ab	3.20±0.29 ab	0.329
菱蒿 <i>Artemisia giraldii</i>	SOD	322.74±37.43 b	425.88±235.76 ab	—	194.08±20.96 b	704.75±411.89 a	0.000
	POD	6.56±1.92	5.43±2.27	—	4.66±0.61	5.65±0.77	0.017
	CAT	380.14±292.73	453.60±171.44	—	418.67±328.88	516.13±272.29	0.541
	GSH	2624.50±254.06 b	3462.62±91.09 a	—	3113.60±351.68 ab	3221.39±250.35 a	1.000
	Car	3.02±0.89	2.93±0.30	—	2.91±0.14	2.87±0.30	0.276
狼牙刺 <i>Sophora davidii</i>	SOD	—	—	—	1424.30±31.84	1115.31±8.92	0.881
	POD	—	—	—	231.80±107.03	137.39±1.10	0.559
	CAT	—	—	—	335.68±321.17	192.13±1.54	0.256
	GSH	—	—	—	1227.21±37.00	881.45±7.05	0.049
	Car	—	—	—	4.16±0.29	3.53±0.03	0.578

续表 2 Continued

供试物种	指标	阴坡沟谷地	阴坡沟间地	峁顶	阳坡沟谷地	阳坡沟间地	隶属函数值
The test species	Index	Shady gully land	Shady intergully land	Hilly top	Sunny gully land	Sunny intergully land	Subordinate function value
沙棘	SOD	—	1072.39±134.19 a	753.40±275.21 b	—	801.58±6.41 b	0.477
<i>Hippophae rhamnoides</i>	POD	—	0.11±0.05 A	0.03±0.01 B	—	0.08±0.00 A	0.000
	CAT	—	172.61±147.81 B	274.56±134.06 B	—	597.61±4.78 A	0.391
	GSH	—	1227.52±22.32 ab	1365.54±197.64 a	—	1125.37±9.00 b	0.135
	Car	—	4.73±0.83 A	3.84±0.03 AB	—	3.60±0.03 B	0.649
杠柳	SOD	—	1285.51±10.28 a	—	1298.27±33.12 a	870.32±258.84 b	0.760
<i>Periploca sepium</i>	POD	—	3.13±0.03 b	—	26.46±15.67 a	9.40±8.63 b	0.039
	CAT	—	447.84±3.58 A	—	107.99±120.59 B	85.26±9.74 B	0.175
	GSH	—	1405.78±11.25	—	1762.21±76.75	1788.00±540.54	0.326
	Car	—	3.13±0.39 a	—	2.77±0.44 ab	2.50±0.17 b	0.232
互生叶醉鱼草	SOD	—	753.47±6.03 C	1141.59±14.54 B	1187.95±9.50 A	—	0.633
<i>Buddleja alternifolia</i>	POD	—	0.29±0.00 B	0.43±0.14 B	0.64±0.01 A	—	0.001
	CAT	—	814.77±6.52 a	746.72±193.69 ab	625.33±5.00 b	—	1.000
	GSH	—	1455.14±11.64 B	1487.90±75.06 B	1605.56±12.84 A	—	0.263
	Car	—	3.40±0.03 C	3.78±0.20 B	4.28±0.03 A	—	0.570

单位 Unit, SOD: U/(g FW · h); POD: $\mu\text{g}/(\text{g FW} \cdot \text{min})$; CAT: U/(g FW · min); GSH: $\mu\text{g}/\text{g FW}$; Car: mg/L.

数值。总体来讲,豆科植物的 SOD 活性较高,菊科植物的 CAT 活性较高,禾本科植物的 SOD、POD 活性和 Car 含量均较大,C₄ 植物的 GSH 和 Car 含量均较大。

由表 2 还可知,白羊草、达乌里胡枝子、阿尔泰狗娃花和狼牙刺,它们的各抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量在不同立地环境间的差异均不显著($P>0.05$),而多数供试物种的存在显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)差异。

2.3 抗氧化能力

所有供试物种中,禾本科植物中华隐子草的平均隶属函数值最大,表明其抗氧化能力最强,禾本科植物糙隐子草、白羊草和长芒草及豆科植物草木樨状黄芪、糙叶黄芪、达乌里胡枝子和狼牙刺的平均隶属函数值较大,抗氧化能力较强,其次为蔷薇科植物菊叶委陵菜、菊科植物阿尔泰狗娃花、莎草科植物披针叶苔草、胡颓子科植物沙棘和萝藦科植物杠柳,而豆科植物甘草及菊科植物猪毛蒿、野菊、铁杆蒿和茺蒿的平均隶属函数值较小,表明其抗氧化能力较弱,马钱科灌木互生叶醉鱼草的平均隶属函数值最小,抗氧化能力最弱(图 4)。这几种豆科植物(除甘草外)的抗氧化能力较强也间接地反映了该研究区贫瘠的土壤养分状况,因为豆科植物具有固氮耐瘠的生物学特性。

3 讨论

3.1 膜脂过氧化水平

茺蒿的 MDA 隶属函数值略高于互生叶醉鱼草,膜脂过氧化水平很高,究其原因可能是:茺蒿的生境以阳坡居多^[25],所以它的生境类型可能就决定了它会遭受高强度的生态因子的胁迫,其相对其他供试物种最低的 SOD 隶属函数值和最高的 GSH 隶属函数值,也可从侧面反映茺蒿的膜脂过氧化水平较高。狼牙刺和白羊草膜脂过氧化水平较高的原因也可能与茺蒿相似,狼牙刺只在阳坡出现,白羊草不在阴坡出现。相反,野菊只在阴坡沟谷地出现,MDA 隶属函数值较高,且 Car 隶属函数值相对其他供试物种最低,GSH 隶属函数值也只略高于长芒草,说明野菊遭受该立地环境的胁迫本身就小,尤其是光氧化胁迫,因而膜脂过氧化水平不高,Car 和 GSH 也就表现

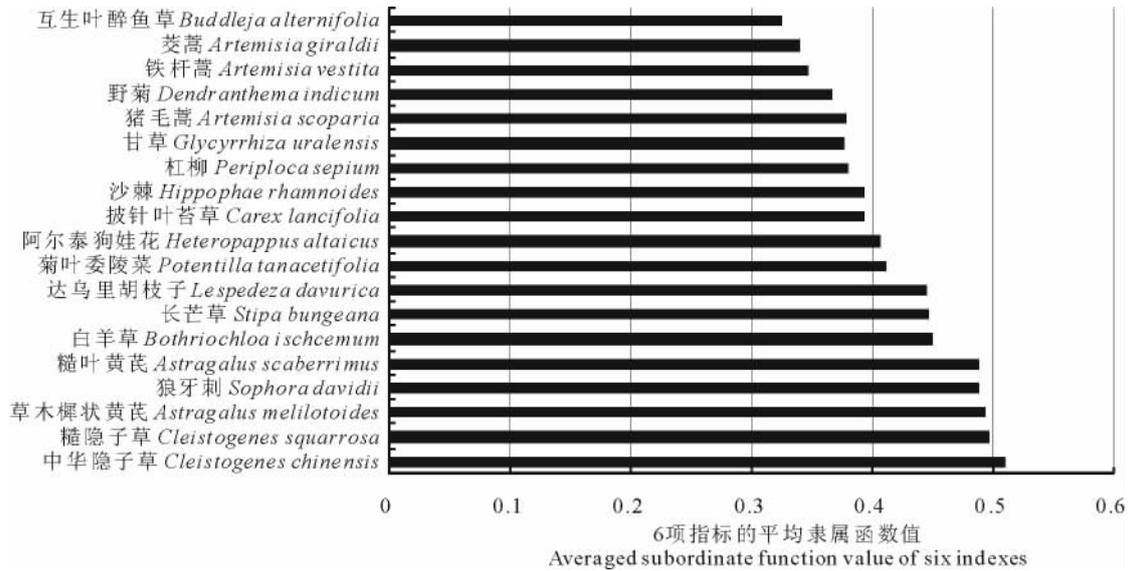


图 4 供试物种的抗氧化能力
Fig. 4 Antioxidant capacities of the test species

不活跃。有研究表明,过度干旱(20%~30%)不利于甘草的生长^[26],那么根据图 3 中显示的各立地环境的土壤含水量,表明本研究区甘草遭受的水分胁迫较大,可能导致的膜脂过氧化作用就大。糙叶黄芪的膜脂过氧化水平高于草木樨状黄芪的原因可能是,草木樨状黄芪的根深,而糙叶黄芪横走的根状茎较浅^[27],所以糙叶黄芪可能对表层土壤水分条件较为敏感,遭受水分胁迫的伤害也就大于草木樨状黄芪。

在不同立地环境间,铁杆蒿、芫蒿、狼牙刺、白羊草、杠柳、阿尔泰狗娃花、长芒草和中华隐子草的 MDA 积累量均无显著差异,但其内源保护酶和非酶物质的表现有所不同。对于铁杆蒿和芫蒿来讲,其 SOD 活性很低,无法起到第一道防线的作用,Car 含量较小,叶绿体膜受损也不能得到及时修复,虽然 CAT 活性和 GSH 含量较高但 POD 活性较低,清除 H₂O₂ 有限,因而 MDA 含量未能随立地环境胁迫的加剧明显降低,且 MDA 对 SOD 活性有不可逆的抑制作用^[28]。而狼牙刺和白羊草能保持较高且相对稳定的 SOD、POD 活性和 Car 含量,使膜脂过氧化作用不再加剧。已有研究认为 12.8%的贝壳沙含水量是杠柳 SOD 的耐受阈值^[29],那么本研究区不同立地环境的土壤含水量均接近或超过了该阈值,所以杠柳 SOD 抑制膜脂过氧化的作用可能受到限制,势必导致活性氧的爆发,因而无法从实质上减轻膜脂过氧化作用。中华隐子草的 Car 含量较高且从阴坡沟间地到阳坡沟谷地再到阳坡沟间地稳定升高,POD 隶属函数值较高,GSH 隶属函数值也仅低于芫蒿;阿尔泰狗娃花和长芒草的 CAT 隶属函数值仅低于互生叶醉鱼草,活性也相对稳定;长芒草还能保持较高且稳定的 SOD 和 POD 活性,因此对膜脂过氧化发挥着较强且持续的抑制作用。

糙隐子草、草木樨状黄芪、互生叶醉鱼草和沙棘的 MDA 积累量随立地环境胁迫加剧表现出先升高后降低的极显著趋势,说明从阴坡开始,胁迫使细胞受损,MDA 不断积累,到海拔高、光照强、空气流速快的峯顶,抗氧化酶与非酶物质的迅速增加或相对稳定有利于受损细胞的修复,胁迫造成的损伤还未达到不可逆转的程度,MDA 含量得以降低。即植物在经历了一定的、适度的胁迫,将诱导体内产生一系列防卫性生理变化,这些变化的共同结果限制了伤害的发展,因而 MDA 含量有所降低^[30]。还有学者研究表明,活性氧对有机体的损伤机理主要与 DNA 损伤有关,特别是 mtDNA 的过氧化损伤^[31]。因此,随着立地环境胁迫加剧,植物内源保护酶活性与非酶物质含量的变化与 MDA 含量的增高可能是植物受损的原因,其深层次的机理问题还需进一步研究。

3.2 抗氧化策略

在不同立地环境间,白羊草、达乌里胡枝子、阿尔泰狗娃花和狼牙刺的各抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量均无显著差异,表明随着立地环境的变化,其抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量能保持相对稳定,协同一致地抵御不同立地环境的胁迫。加之白羊草的 SOD、POD、GSH 和 Car 隶属函数值较高,达乌里胡枝子的 SOD、

GSH 和 Car 隶属函数值较高,阿尔泰狗娃花的 CAT 隶属函数值较高,以及狼牙刺 SOD、POD 和 Car 隶属函数值较高,它们的这些抗氧化酶或非酶抗氧化物质在清除活性氧和抑制膜脂过氧化上发挥着主要作用。而多数供试物种的存在显著或极显著差异,说明它们在不同立地环境采取的抗氧化策略不同。如糙隐子草的 SOD 活性和 GSH 含量在阴坡沟间地最大,因而在阴坡沟间地就主要靠 SOD 清除活性氧源头 $O_2^{\cdot-}$,又阻止毒性更强的 1O_2 和 $\cdot OH$ 产生,并通过 GSH 使脂质自由基($R\cdot$)恢复常态,同时清除脂质过氧化物($ROOH$)^[33],到峁顶,GSH 含量极显著地降低($P<0.01$),CAT 活性显著升高($P<0.05$),所以在峁顶主要靠 CAT 清除 H_2O_2 ,那么在阳坡沟间地则是 POD 起主要作用,而其 Car 含量在不同立地环境间的差异不显著($P>0.05$),所以始终保持着清除 1O_2 的作用。这些物种应对同种立地环境胁迫采取的抗氧化策略也有所不同。与糙隐子草相比,沙棘在阴坡沟间地主要通过 SOD 和 Car 分别清除不同的活性氧,在峁顶调用 GSH 清除 H_2O_2 ,在阳坡沟间地主要以 CAT 发挥作用。

3.3 抗氧化能力

所测 4 种灌木间的抗氧化能力差异较大,可能存在以下原因,互生叶醉鱼草的抗氧化能力最弱,一方面是由于其抗氧化系统的抑制作用不强,POD 活性和 GSH、Car 含量从阴坡沟间地到峁顶再到阳坡沟谷地极显著地升高($P<0.01$),MDA 含量虽在阳坡沟谷地得以极显著地降低($P<0.01$),但相对于其他供试物种仍最高;另一方面可能是它的叶片解剖特征^[32]不利于其抗氧化系统抑制水分胁迫导致的活性氧积累。在阴坡沟间地,杠柳的 CAT 活性远大于沙棘,但前者到阳坡沟谷地极显著地降低($P<0.01$),而后者到峁顶极显著地升高($P<0.01$),在阳坡沟间地远超前;两者的 Car 含量均显著下降($P<0.05$),但沙棘的 Car 含量始终远大于杠柳。且沙棘相对于杠柳适宜的土壤含水量范围较大(11.9%~17.2%),还具备较强的从土壤中吸取水分的能力^[33],所以其抗氧化系统受水分胁迫的影响较小。狼牙刺的耗水作用强烈,用水深度约 2.5 m,且它只在阳坡出现,接收的光照强度大,即使水分、光照对狼牙刺构成较大的胁迫,它也可有效地调控抗氧化系统抵御伤害,并积极地通过不同的密度、物种组成及植被盖度来适应特定的水分条件^[34],从而表现出较强的抗氧化能力。

同科植物间由于种属差异,也表现出不同的抗氧化能力。同为菊科植物,阿尔泰狗娃花的 MDA 隶属函数值低于猪毛蒿,但具有较高且稳定的 SOD、POD 和 CAT 活性及 Car 含量,因而阿尔泰狗娃花具有较高的抗氧化能力。同为豆科植物,草木樨状黄芪和糙叶黄芪在各立地环境下的 POD 活性均远大于达乌里胡枝子和甘草($P<0.01$),CAT 活性也高于后两者。然而,达乌里胡枝子的 SOD 隶属函数值相对于其他草本植物最高,这与已有研究结果即 SOD 在达乌里胡枝子抗性机理形成方面发挥着主要作用^[35]相符。而且从阴坡沟间地越过峁顶到阳坡沟谷地再到阳坡沟间地,达乌里胡枝子的 SOD 活性一开始变化不显著($P>0.05$),直到阳坡沟间地才明显降低,而甘草的先降低后升高,却始终低于前者,所以草木樨状黄芪和糙叶黄芪的抗氧化能力最强,其次为达乌里胡枝子,甘草最弱。同为禾本科植物,长芒草的 GSH 和 Car 含量均显著低于糙隐子草和白羊草($P<0.05$)。且在长芒草根系分布区土壤水分下降很快^[36],随着干旱的加剧,长芒草的叶片组织含水量也明显降低,而糙隐子草和白羊草能维持较高水平,水分利用效率反而提高^[37-38]。因此,糙隐子草和白羊草的这种水分利用特性更利于其抗氧化系统抵御水分胁迫,使其较长芒草表现出更强的抗氧化能力。

披针叶苔草与野菊虽生长于同一生境(阴坡沟谷地),却表现出不同的抗氧化能力。披针叶苔草的 MDA 隶属函数值低于野菊,但具有较高的 CAT 活性和 GSH、Car 含量,因而比野菊表现出较强的抗氧化能力。

关于该隶属函数法评价抗氧化能力的准确性,与所选的物种与抗氧化指标体系都有关。相对于本研究,王勇^[39]研究的物种为铁杆蒿、茭蒿、猪毛蒿和黄花蒿(*Artemisia annua*),测定的指标包括了 MDA、SOD、POD、CAT、Car 和抗坏血酸(Vc),评价它们在干旱胁迫下的抗氧化能力为黄花蒿>茭蒿>猪毛蒿>铁杆蒿,与本研究结果不同。单长卷等^[5]在评价白羊草、长芒草、冰草(*Agropyron cristatum*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)在干旱胁迫下的抗氧化能力时,还增加了脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)等指标,得出白羊草比长芒草具有更高的抗氧化能力,却与本研究结果一致。目前,本研究只涉及了抗氧化系统中最主要的抗氧化酶与非酶物质,还应增测活性氧和参与抗坏血酸-谷胱甘肽循环的一些酶类指标,并对供试物种各个细胞器的抗氧化酶和非酶物质进行比较性研究,从而进一步揭示它们抗氧化特性

的异同且提高评价抗氧化能力的准确性。

4 结论

本研究中,各立地环境的胁迫均导致供试物种遭受不同程度的膜脂过氧化作用。不同物种在不同立地环境胁迫下采取的抗氧化策略也不同:白羊草、达乌里胡枝子、阿尔泰狗娃花和狼牙刺采用多种抗氧化酶和非酶抗氧化物质协同抵御胁迫的策略;而中华隐子草、糙隐子草、长芒草、草木樨状黄芪、糙叶黄芪、甘草、菊叶委陵菜、猪毛蒿、铁杆蒿、芨蒿、沙棘、杠柳和互生叶醉鱼草则调用不同抗氧化酶或非酶抗氧化物质发挥主要抵御作用。由于植物科属和碳同化途径的差异,其抗氧化特性也存在差异:菊科和豆科植物分别主要通过 CAT 和 SOD 减轻活性氧的伤害,禾本科植物则能以较高的 SOD、POD 活性和 Car 含量维持较低的膜脂过氧化水平,C₄ 植物比 C₃ 植物具有较高的 GSH 和 Car 含量。

植物抗氧化能力的强弱主要取决于各生态因子的胁迫程度和植物的抗氧化特性。铁杆蒿、芨蒿和猪毛蒿作为该研究区的优势种,抗氧化能力并不高,这间接地反映了植物对环境的适应性是植物个体综合适应的结果^[10],抗氧化能力的强弱只是从侧面反映了它们与生境的关系。将供试物种的抗氧化特性与今后的光合特性、水分利用特性及形态解剖特征等研究结合,可阐明它们适应该区不同立地环境的生理生态机制,并综合评价其抵抗不同立地环境胁迫的能力,这对选择适宜物种用于该区的植被和生态修复具有重要意义。

参考文献:

- [1] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species; metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 373-399.
- [2] Papadakis A K, Roubelakis-Angelakis K A. Polyamines inhibit NADPH oxidase-mediated superoxide generation and putrescine prevents programmed cell death induced by polyamine oxidase-generated hydrogen peroxide[J]. Planta, 2005, 220(6): 826-837.
- [3] 张继澍. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [4] 李朝周, 左丽萍, 李毅, 等. 两个海拔分布下红砂叶片对渗透胁迫的生理响应[J]. 草业学报, 2013, 22(1): 176-182.
- [5] 单长卷, 韩蕊莲, 梁宗锁. 干旱胁迫下黄土高原 4 种乡土禾草抗氧化特性[J]. 生态学报, 2012, 32(4): 1174-1184.
- [6] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [7] Gechev T, Willekens H, Van Montagu M, et al. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2003, 160(5): 509-515.
- [8] Carvalho L C. *Solanum lycopersicon* Mill. and *Nicotiana benthamiana* L. under high light show distinct responses to anti-oxidative stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165: 1300-1312.
- [9] 李怀恩, 何娟娟, 秦毅, 等. 延河流域雨洪特性及洪水预报[J]. 水文, 2005, 25(5): 37-41.
- [10] 陈云明, 梁一民, 程积民. 黄土高原林草植被建设的地带性特征[J]. 植物生态学报, 2002, 26(3): 339-345.
- [11] 王力, 邵明安, 侯庆春. 土壤干层量化指标初探[J]. 水土保持学报, 2000, 14(4): 87-90.
- [12] 全国土壤普查办公室. 全国第二次土壤普查暂行技术规程[M]. 北京: 农业出版社, 1979.
- [13] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 90-98.
- [14] Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their function[J]. Plant Physiology, 2006, 141: 391-396.
- [15] 王贺正, 张均, 吴金芝, 等. 不同氮素水平对小麦旗叶生理特性和产量的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(4): 69-75.
- [16] 吴明江, 于萍. 植物过氧化物酶的生理作用[J]. 生物学杂志, 1994, (6): 14-16.
- [17] 吴志华, 曾富华, 马生健, 等. 水分胁迫下植物活性氧代谢研究进展(综述 I)[J]. 亚热带植物科学, 2004, 33(2): 77-80.
- [18] Jimenez C. Differential reactivity of α -carotene isomers from *Dunaliella bardawl* toward oxygen radicals[J]. Plant Physiology, 1993, 101: 385.

- [19] 孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术[M]. 陕西: 西北农林科技大学出版社, 2006.
- [20] Riffith O W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine[J]. Analytical Biochemistry, 1980, 106(1): 207-212.
- [21] 张宪政. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986, (3): 26-28.
- [22] 李州, 彭燕, 苏星源. 不同叶型白三叶抗氧化保护及渗透调节生理对干旱胁迫的响应[J]. 草业学报, 2013, 22(2): 257-263.
- [23] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [24] 刘学义. 大豆抗旱性评定方法探讨[J]. 中国油料作物学报, 1986, (4): 23-26.
- [25] 刘芳, 杨劫, 张璞进, 等. 茺蒿(*Artemisia giraldii*)的地理分布及与气候的关系[J]. 干旱区资源与环境, 2012, 26(6): 56-59.
- [26] 唐晓敏, 王文全, 马春英. 长期水分胁迫下甘草叶片的抗旱生理响应[J]. 河北农业大学学报, 2008, 31(2): 16-20.
- [27] 刘尚武. 青海植物志(第 2 卷)[M]. 青海: 青海人民出版社, 1999.
- [28] 伍泽堂, 张刚元. 脱落酸、细胞分裂素和丙二醛对超氧化物歧化酶活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 1990, (4): 30-32.
- [29] 李田, 孙景宽, 田家怡, 等. 干旱胁迫对杠柳光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(12): 2466-2471.
- [30] 朱志梅, 杨持. 沙漠化过程中四个共有种的生长和抗氧化系统酶类变化[J]. 应用生态学报, 2004, 15(12): 2261-2266.
- [31] 曾昭惠, 张宗玉. 自由基对线粒体 DNA 的氧化损伤与衰老[J]. 生物化学与生物物理进展, 1995, (5): 429-432.
- [32] 韩刚, 李少雄, 徐鹏, 等. 6 种灌木叶片解剖结构的抗旱性分析[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(4): 43-46, 68.
- [33] 张益源, 贺康宁, 董梅, 等. 水分胁迫对银水牛果和沙棘叶水势日过程及水分利用效率的影响[J]. 中国水土保持, 2011, (6): 22-25.
- [34] 卜崇峰, 刘国彬, 戴全厚. 纸坊沟流域狼牙刺对土壤物理性状的影响[J]. 水土保持研究, 2003, 10(2): 25-27.
- [35] 杨梅焕, 姚顽强, 曹明明, 等. 毛乌素沙地东南缘沙漠化共有种植物叶片抗氧化酶活性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(7): 203-208.
- [36] 韩凤朋, 董丽娜, 罗文林, 等. 黄土高原侵蚀区长芒草对坡地土壤水分养分的影响[J]. 草地学报, 2008, 16(4): 403-407.
- [37] 郭颖, 韩蕊莲, 梁宗锁. 土壤干旱对黄土高原 4 个乡土禾草生长及水分利用特性的影响[J]. 草业学报, 2010, 19(2): 21-30.
- [38] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 内蒙古锡林河流域不同植物群落中羊草和糙隐子草水分利用效率的变异(英文)[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 12: 1484-1490.
- [39] 王勇. 黄土高原菊科蒿属四种植物的耗水规律及抗旱特性研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2010.

Antioxidant properties of plants on different sites in the hilly-gullied Loess Plateau

HU Shu¹, JIAO Ju-ying², DU Hua-dong², MIAO Fang³

(1. College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, CAS&MWR, Yangling 712100, China; 3. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract: This study investigated antioxidant properties of main plant species on 5 different site classes (sunny or shady gully and inter-gully land or hilltops) in the hilly-gullied Loess Plateau. From field sampling, the activities of the antioxidant enzymes—superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), the contents of two non-enzymatic antioxidants—reduced glutathione (GSH) and carotenoid (Car), and the malondialdehyde (MDA) levels of leaf tissues of nineteen species were determined. There were highly significant differences in MDA accumulation among species on each site ($P < 0.01$). This indicated that the test species suffered varying degrees of membrane lipid peroxidation, with *Buddleja alternifolia* and *Artemisia scoparia* being highest and lowest respectively. There were significant differences in antioxidant enzyme activity or non-enzymatic antioxidant levels among sites for each test species, except for *Bothriochloa ischcemum*, *Lespedeza davurica*, *Heteropappus altaicus* and *Sophora davidii*, which suggests that these four species possessed up-regulation of antioxidant enzymes and non-enzymatic antioxidant synthesis regardless of different site stresses, while *Cleistogenes chinensis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa bungeana*, *Astragalus melilotoides*, *Astragalus scaberrimus*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Potentilla tanacetifolia*, *A. scoparia*, *Artemisia vestita*, *Artemisia giraldii*, *Hippophae rhamnoides*, *Periploca sepium* and *B. alternifolia* regulated their antioxidant enzymes or non-enzymatic antioxidant levels. From the botanical family perspective, antioxidant properties of the test species were distinct. CAT and SOD were respectively produced by five composite and five leguminous plant species to reduce damage from reactive oxygen species. Four graminaceous plants were able to attain high SOD, POD activities and Car contents to maintain a low level of membrane lipid peroxidation. Because of different carbon assimilation pathways, antioxidant properties of the test species were also distinct. In particular, C₄ plants had higher GSH and Car contents than C₃ plants. As assessed by a multivariate ‘subordinate function value’ method, the overall ranking for antioxidant capacity of the nineteen species was as follows: *C. chinensis* > *C. squarrosa* > *A. melilotoides* > *S. davidii* > *A. scaberrimus* > *B. ischcemum* > *S. bungeana* > *L. davurica* > *P. tanacetifolia* > *H. altaicus* > *C. lancifolia* > *H. rhamnoides* > *P. sepium* > *G. uralensis* > *A. scoparia* > *D. indicum* > *A. vestita* > *A. giraldii* > *B. alternifolia*.

Key words: the hilly-gullied Loess Plateau; site; membrane lipid peroxidation; antioxidant enzyme; non-enzymatic antioxidant