

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.016

引用格式:陈林耀,刘楠,马娇林,等.环境因子和围栏封育对藏北高寒草甸常见牧草耐寒生理指标的影响[J].草地学报,2026,34(3):917-928

CHEN Lin-yao, LIU Nan, MA Jiao-lin, et al. Effects of Environmental Factors and Livestock Grazing Exclusion on Physiological Indicators of Cold-Tolerance of Common Forage Species in Alpine Meadows on North Tibet Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3):917-928

环境因子和围栏封育对藏北高寒草甸常见牧草 耐寒生理指标的影响

陈林耀^{1,2}, 刘楠³, 马娇林³, 郭荣明³, 夏茂林³, 万运帆¹, 武建双^{1,2*}

(1. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081; 2. 中国农业科学院国家南繁研究院, 海南 三亚 572024; 3. 西藏自治区动物疫病预防控制中心(西藏自治区畜牧总站), 西藏 拉萨 850000)

摘要:低温是影响高寒草甸植物生长的关键环境因子。本研究选取高寒草甸4类功能群常见植物,测定其耐寒生理指标,探究封育、气候、土壤及群落特征的影响路径。结果表明:(1)耐寒生理指标在物种和功能群之间差异显著,封育无显著影响;(2)在群落水平上,丙二醛、过氧化物酶、过氧化氢酶与降水正相关,超氧化物歧化酶与气温正相关,可溶性糖、超氧化物歧化酶与土壤氮含量负相关,可溶性糖、可溶性蛋白与土壤磷含量负相关,脯氨酸、可溶性糖、过氧化氢酶与物种丰富度及香农指数负相关,脯氨酸与辛普森指数负相关,地上生物量与丙二醛和过氧化氢酶负相关($P<0.05$);(3)结构方程结果显示,高寒草甸植物地上生物量受气温和抗氧化酶活性直接影响,其路径强度分别为0.39和-0.41;土壤养分和群落结构通过细胞间渗透压调节物质间接影响抗氧化酶活性,其作用强度为-0.13和-0.18;降水通过抗氧化酶活性间接地影响地上生物量,其作用强度为-0.30。建议未来着重探究耐寒生理指标与环境因子交互作用对高寒草甸植物生存的影响机理。

关键词:高寒草甸;群落加权平均值;放牧管理;植物功能群;土壤养分

中图分类号:S812.8

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)03-0917-12

Effects of Environmental Factors and Livestock Grazing Exclusion on Physiological Indicators of Cold-Tolerance of Common Forage Species in Alpine Meadows on North Tibet Plateau

CHEN Lin-yao^{1,2}, LIU Nan³, MA Jiao-lin³, GUO Rong-ming³, XIA Mao-lin³,
WAN Yun-fan¹, WU Jian-shuang^{1,2*}

(1. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

2. National Nanfan Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Sanya, Hainan Province 572024, China; 3. Tibet Autonomous Region Animal Disease Control Center (Tibet Animal Husbandry Service Center), Lhasa, Xizang 850000, China)

Abstract: Low-temperature stress is a critical factor regulating plant growth in alpine meadows on the Tibetan Plateau. This study selected common forage species from four functional groups in alpine meadows in North Tibet, measured their cold-tolerance-related physiological indicators, and explored the impact pathways of livestock grazing exclusion, climatic conditions, soil nutrients, and plant community structural regimes. The results showed that (1) cold tolerance-related physiological indicators were significantly different among species and plant functional groups ($P<0.05$) without significant differences between inside and outside of the fences

收稿日期:2025-05-08;修回日期:2025-09-18

基金项目:西藏自治区科技计划重点研发及转化重点项目“基于牧草产量和营养品质耦合的藏北羌塘高寒草地承载力研究”(XZ202501ZY0042)资助

作者简介:陈林耀(2001-),男,汉族,福建清流人,硕士研究生,主要从事青藏高原高寒植物抗逆生理研究,E-mail:chenlinyao123@outlook.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: wujianshuang@caas.cn

for grazing exclusion; (2) at the community level, malondialdehyde (MDA), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activities were positively correlated with growing season precipitation (GSP); superoxide dismutase (SOD) activity was positively correlated with growing season temperature (GST); soluble sugar (SS) and SOD were negatively correlated with soil total nitrogen (STN); SS and soluble protein (SP) were negatively correlated with soil total phosphorus (STP); proline (Pro), SS, and CAT were negatively correlated with species richness and the Shannon-Wiener index; Pro was negatively correlated with the Simpson's diversity index; and aboveground biomass (AGB) was negatively correlated with MDA and CAT ($P < 0.05$); (3) the structural equation modeling (SEM) revealed that AGB was directly affected by temperature and antioxidant enzyme activity, with path coefficients of 0.39 and -0.41 , respectively. Soil nutrients and community structure indirectly affected antioxidant enzyme activity through osmoregulatory substances, with effect sizes of -0.13 and -0.18 , respectively. Precipitation affected AGB indirectly through antioxidant enzyme activity, with an effect size of -0.30 . It is recommended to elucidate the mechanisms underlying interactions between cold tolerance-related physiological indices and environmental variables on plant survival in alpine meadows in further studies.

Key words: Alpine meadow; Community-weighted mean; Livestock grazing management; Plant functional groups; Soil nutrients

低温胁迫是影响植物地理分布格局的关键环境因子^[1],通过改变植物细胞生理代谢过程,制约植物生长速率及繁殖能力,进而影响生态系统物质循环与能量流动^[2]。在高寒生态环境脆弱区,极端低温事件频发,加剧了高寒草甸生态系统结构功能退化,威胁区域生态安全与可持续发展^[3]。植物对低温胁迫的适应能力直接决定着气候变化背景下高寒草甸生态系统的稳定性与恢复力^[4]。深入解析低温环境下植物生存策略与适应机制,已成为当前应对气候变化、保护高寒生态系统的核心科学问题之一。厘清不同功能群植物的耐寒生理指标影响因素及其对牧草产量的影响,对退化高寒草甸生态系统的修复治理具有重要意义。

植物耐寒生理特性是长期自然选择的结果^[5],涉及膜系统稳定性维持、细胞间渗透压调节及抗氧化酶活性激发等生理功能或过程的调控^[6-7]。膜系统作为植物细胞与环境交换物质的界面,其稳定性是抵御低温胁迫的首要屏障^[8]。低温导致膜脂过氧化会引发丙二醛(Malondialdehyde,MDA)等毒性物质积累,造成膜透性增加、物质运输紊乱,最终抑制细胞功能正常发挥^[9]。作为胞间渗透压调节物质,脯氨酸(Proline,Pro)、可溶性糖(Soluble sugars,SS)和可溶性蛋白(Soluble protein,SP)等可以通过维持细胞膨压、控制水分流失,为低温胁迫下细胞正常代谢提供保障^[10-13];超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase,SOD)、过氧化物酶(Peroxidase,POD)和过氧化氢酶(Catalase,CAT)等则通过清除活性氧自由基,降低氧化损伤风险,构筑植物抵御低温胁迫的关键防线^[14-19]。但是,不同功能群植物之间耐寒生理指标及其调控机制可能存在差异,归

因于遗传适应性或资源利用策略的分化^[20-21]。

功能群作为植物群落中具有相似生态功能的物种集合,其耐寒生理指标的分化是群落响应环境变化的重要策略。在藏北高原高寒草甸极端环境中,莎草科、禾本科、豆科等植物长期适应低温胁迫,形成了明显分化的耐寒策略:莎草科植物作为优势物种,可能通过强化膜系统稳定性来保障成功越冬^[22-23];禾本科植物可能更依赖胞间渗透压调节物质的快速合成来应对低温胁迫^[24-25];豆科植物可能通过SS渗透调节、抗氧化酶等抵御寒冷环境^[26-28]。植物功能群之间耐寒生理策略的分化影响植物群落结构和生态系统服务功能。

藏北高原作为全球气候变化敏感区域,其高寒草甸植物的低温响应机制具有重要生态学意义。现有研究多聚焦于单一变量的模拟实验,缺乏对野外自然环境中不同功能群植物耐寒生理指标的实地观测,更缺少对气候因子、土壤特性与放牧干扰协同影响耐寒策略路径的探讨。本研究以藏北高寒草甸为研究区,选取莎草科、禾本科、豆科和杂类草4种不同功能群植物,测定MDA,Pro,SS,SP,SOD,POD和CAT活性等7项耐寒生理指标,系统探究其响应环境因子的变化规律,试图阐明气候、土壤、封育及群落结构对植物耐寒生理指标的相对影响和作用路径,以期气候变化背景下的高寒草地适应性管理和可持续利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏自治区那曲市东部(30°27'—

35°39'N, 83°4'—95°10'E)的高寒草甸,地处唐古拉山、念青唐古拉山与冈底斯山之间,平均海拔超过4500 m,横跨高原温带季风湿润气候区和亚寒带季风半湿润气候区^[29],年平均气温在-2.9℃~3.4℃之间,年平均降水量介于298.6~708.4 mm之间^[30]。草地类型为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)属高寒草甸,年均地上生物量介于68.64~143.88 g·m⁻²之间。土壤类型为壤土,表层土壤(0~20 cm)有机碳(Soil organic carbon, SOC)、土壤氮(Soil total nitrogen, STN)、土壤磷(Soil total phosphorus, STP)含量分别介于3.94~142.29 g·kg⁻¹, 0.4~11.24 g·kg⁻¹, 0.24~0.42 g·kg⁻¹之间^[31]。当前,高寒草甸的管理利用方式存在围栏封育和自由放牧2种模式。本研究所选围栏封育样地自2006年起长年禁牧,自由放牧样地为牧民的夏季牧场,放牧时间集中在5—9月,放牧家畜主要为牦牛,平均每公顷草地放牧压力在0.53~3.27标准羊单位之间。

1.2 野外调查

在2024年8月中旬植物生长旺季,选取6组封育-放牧配对样地(表1)。在每一样地围栏内外,选择地势平坦且植物长势均一区域作为采样区。在

每个采样区,按20 m的间隔随机布设3个10 m×10 m大样方。在每个大样方内,沿着对角线等距离布设2个50 cm×50 cm小样方用于调查物种组成和收获生物量。在每个小样方内,分物种齐地刈割地上部分,分装于纸质信封用于野外调查途中保存。植物样品带回实验室后经65℃烘干48 h至恒重后,称重获得地上生物量,按莎草科、禾本科、豆科和杂类草4种功能群进行整合,分别计算植物功能群和群落水平地上生物量,共采集测定牧草生物量植物样品788个。物种优势度以其生物量占植物群落总生物量的百分比来描述^[32]。

在每个大样方内,通过现场群落调查判定并分别采集莎草科、禾本科、豆科及杂类草中优势度最高的植物,同时选取1种常见伴生种,共计5种植物作为研究对象。每种植物采集其成熟个体的健康叶片,并在液氮中冻存用来测定耐寒生理指标。本研究共计测定168个牧草样品的耐寒生理指标,涉及豆科30个,禾本科20个,莎草科36个,杂类草82个。在每个小样方中心位置,采集0~20 cm表层土壤样品,过筛(2 mm)去除植物根系和砾石后装入土布袋中用于野外调查途中保存。土壤样品带回实验室风干后测定SOC、STN和STP等养分指标,共计土壤样品72个。

表 1 样地地理位置与气候条件

Table 1 Site information on geographic locations and climatic conditions

编号 ID	县域 County	乡镇 Township	经度 Longitude/E°	纬度 Latitude/N°	海拔 Altitude/m	生长季降水 GSP/mm	生长季气温 GST/℃
site-1	索县 Sog	亚拉镇 Yagla	93.88	31.93	4036	341.70	4.73
site-2	巴青 Zaqen	玛如乡 Marru	93.65	32.24	4333	317.75	3.72
site-3	比如 Biru	夏曲卡 Xagquka	92.83	31.79	4258	350.55	5.28
site-4	安多 Amdo	扎仁镇 Za'ring	91.73	32.13	4777	316.10	4.10
site-5	聂荣 Nyainrong	色庆乡 Serqen	92.32	32.10	4647	367.25	3.15
site-6	色尼 Seni	罗玛镇 Lho'ma	92.16	31.26	4464	330.25	5.82

注:生长季降水(GSP);生长季气温(GST)。下同

Note: GSP, sum precipitation during the plant growing season; GST, mean temperature during the plant growing season. The same as below

1.3 气象数据

温度与降水数据源自国家气象科学数据中心(<http://data.cma.cn>)。本研究将每年5—9月定义为植物生长季,计算2000—2023年的GST和GSP平均值。然后利用ANUSPLIN 4.3进行空间插值。最后在ArcGIS10.8中根据样地地理位置抽取其GST和GSP信息。本研究所选样地GST介于3.15℃~5.82℃之间,GSP约337.26 mm,占全年降水总量的76%(表1)。

1.4 指标测定与计算

采用重铬酸钾氧化-外加热法测定SOC含量^[33];

采用凯氏定氮法测定STN含量^[33];风干土壤样品经硝酸、氢氟酸和高氯酸(3:3:1)硝化后,采用电感耦合等离子体发射光谱仪(PerkinElmer Optima 5300)测定STP含量^[33]。采用硫代巴比妥酸法测定牧草MDA^[34];采用茛三酮法测定Pro^[34];采用蒽酮法测定SS^[34];采用考马斯亮蓝法测定SP^[34];采用氮蓝四唑法测定SOD^[34];采用愈创木酚法测定POD^[34];采用紫外吸收法测定CAT^[34]。植物群落结构通过物种丰富度指数(Species richness, S)、香农-维纳多样性指数(Shannon-Wiener diversity index, H)、Simpson多样性指数(Simpson's diversity index, D)及Pielou

均匀度指数(Pielou evenness index, J)来描述。本研究计算牧草耐寒指标群落加权平均值(Community-Weighted Mean, CWM)来量化其聚合效应^[35],各指数计算公式如下:

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (2)$$

$$J = \frac{H}{\ln S} \quad (3)$$

$$CWM_j = \sum_{i=1}^S P_{ij} T_{ij} \quad (4)$$

S 为样方内记录的物种数量; P_i 为第 i 个物种的优势度, P_{ij} 是样方 j 中物种 i 优势度; T_{ij} 样方 j 中物种 i 某种耐寒生理指标的具体值; CWM_j 是样方 j 在群落水平上特定植物耐寒生理指标的加权平均值。

1.5 统计分析

采用Shapiro-Wilk检验和Bartlett检验分别评估数据正态性和方差齐性。若数据同时满足正态性和方差齐性,则采用参数检验;若不满足,则采用对数或平方根进行转换。对转换后仍不满足正态性和方差齐性的数据集,采用非参数检验。首先,针对莎草科、禾本科、豆科和杂类草4个功能群,分析其耐寒生理指标在围栏内外的差异及功能群间的分化特征。

当数据满足正态性和方差齐性时,采用双因素方差分析(Two-way ANOVA),检验植物功能群类型和草地管理方式对耐寒生理指标的影响;若数据不满足参数检验条件,则采用分层次的Kruskal-Wallis检验和事后多重比较来评估功能群间及同一功能群耐寒生理指标在围栏内外样地之间的差异。使用Spearman相关系数法和混合线性模型探究植物群落耐寒生理指标加权平均值与气候因子、土壤养分及植物物种多样性指数之间的关系。最后,分别提取土壤养分(SOC, STN, STP)、群落特征(Richness, Shannon, Simpson, Pielou indices)、渗透调节物质(Pro, SS, SP)、抗氧化酶活性(SOD, POD, CAT)的第一主成分,再构建结构方程模型解析气候因子、土壤养分、群落特征及植物耐寒生理指标对地上生物量的相对影响和作用路径^[36]。数据分析和图表可视化在R4.4.3中完成。

2 结果与分析

2.1 环境因子、植物群落结构和功能群地上生物量在围栏封育与自由放牧的差异

围栏封育下土壤养分和物种多样性指数无显著性差异(图1)。不同功能群植物禁牧条件下地上生物量高于放牧管理样地但不显著,其中莎草科植物地上生物量显著高于豆科和禾本科植物。

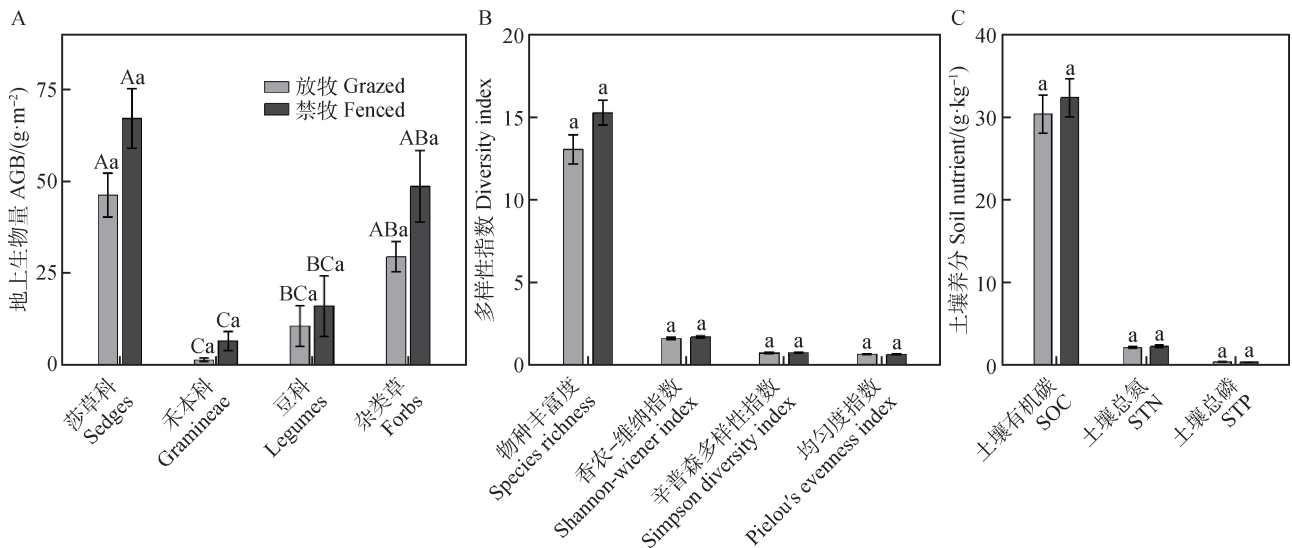


图1 土壤养分、生物多样性指数和植物功能群地上生物量在围栏内外的比较

Fig. 1 Comparison of soil nutrients, biodiversity indices and aboveground biomass of different functional groups between inside and outside of the fences

注:不同大写字母表示不同功能群间存在显著差异($P < 0.05$);不同小写字母表示围栏内外间存在显著差异($P < 0.05$)。下同

Note: Different capitalized letters indicate significant differences among different functional groups ($P < 0.05$); Different lowercased letters indicate significant differences between the inside and outside of the fences ($P < 0.05$). The same as below

2.2 物种水平植物耐寒生理指标差异

除 POD 活性外,不同植物物种之间耐寒生理指标存在显著差异(表 2)。其中,二裂委陵菜 MDA (39.67 nmol·g⁻¹)、SS(20.56 mg·g⁻¹)和 SP(41.97 mg·g⁻¹)含量显著高于其他物种,紫花针茅的脯氨

酸含量最高为 158.71 μg·g⁻¹,青藏苔草(825.67 U·g⁻¹)与蕨麻委陵菜(839.57 U·g⁻¹)的 SOD 活性显著高于其他物种,二裂委陵菜(76.43 U·g⁻¹)CAT 活性显著高于青藏苔草(46.50 U·g⁻¹)和蕨麻委陵菜(46.32 U·g⁻¹)。

表 2 优势度及其耐寒生理指标在物种之间的比较

Table 2 Comparison of dominances and cold tolerance-related physiological indicators among different plant species

	莎草科 Sedges		禾本科 Gramineae	豆科 Legumes		杂类草 Forbs				
植物功能群 PFGs	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	青藏苔草 <i>Carex moocroftii</i>	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	二花棘豆 <i>Oxytropis biflora</i>	茎直黄芪 <i>Astragalus strictus</i>	蕨麻委陵菜 <i>Argentina anserina</i>	钉柱委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i>	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	短穗兔耳草 <i>Lagotis brachystachya</i>
优势度 Species dominance/%	38.98 ^a	4.59 ^{abc}	1.67 ^{bc}	8.23 ^{abc}	0.54 ^{bc}	3.18 ^c	13.24 ^{ab}	3.56 ^{abc}	4.44 ^{abc}	0.73 ^{bc}
丙二醛 Malondialdehyde/(nmol·g ⁻¹)	28.92 ^{ab}	23.94 ^{abcd}	17.46 ^{cd}	19.18 ^{cd}	30.85 ^{ab}	27.75 ^{abc}	23.10 ^{bc}	17.03 ^d	39.67 ^a	20.09 ^{abcd}
脯氨酸 Proline/(μg·g ⁻¹)	122.38 ^a	108.96 ^{abc}	158.71 ^{ab}	88.27 ^{abc}	27.68 ^{cde}	35.46 ^{abcde}	25.65 ^{de}	6.62 ^e	61.69 ^{abcd}	4.83 ^{bcde}
可溶性蛋白 Soluble protein/(mg·g ⁻¹)	19.97 ^{ab}	15.46 ^{abcd}	8.39 ^{cde}	5.10 ^{de}	1.85 ^e	32.59 ^{ab}	11.16 ^{bc}	5.78 ^e	41.97 ^a	40.34 ^{abcd}
可溶性糖 Soluble sugars/(mg·g ⁻¹)	8.39 ^{ab}	6.46 ^{abcd}	3.78 ^{cde}	2.06 ^{de}	0.84 ^e	10.03 ^{ab}	4.95 ^{bc}	2.67 ^{de}	20.56 ^a	15.82 ^{abcd}
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase/(U·g ⁻¹)	536.76 ^b	825.67 ^a	541.23 ^b	623.91 ^{ab}	561.87 ^{ab}	839.57 ^a	578.08 ^b	619.97 ^{ab}	525.02 ^b	601.48 ^{ab}
过氧化物酶活性 Peroxidase/(mU·g ⁻¹)	4.21 ^a	4.53 ^a	3.96 ^a	4.09 ^a	4.89 ^a	4.64 ^a	4.35 ^a	4.32 ^a	4.53 ^a	4.32 ^a
过氧化氢酶活性 Catalase/(U·g ⁻¹)	69.94 ^{ab}	46.50 ^b	63.57 ^{ab}	57.57 ^{ab}	66.19 ^{ab}	46.32 ^b	66.78 ^{ab}	62.07 ^{ab}	76.43 ^a	49.32 ^{ab}

2.3 功能群水平耐寒生理指标在围栏内外的差异

封育与放牧样地之间植物耐寒生理指标无显著性差异(图 2-4)。除 3 种抗氧化酶外(图 4),膜系

统损伤指标丙二醛含量(图 2)和细胞间渗透物质含量(图 3)在不同功能群之间存在差异($P<0.05$)。具体而言,不同功能群植物膜系统损伤指标 MDA 差异显著,莎草科 MDA 含量显著高于其他功能群。禾本科种间 Pro 含量差异大,莎草科、禾本科和豆科 Pro 含量显著高于杂类草。SP(图 3b)和 SS(图 3c)呈现“莎草科>杂类草>禾本科≈豆科”的变化特征。

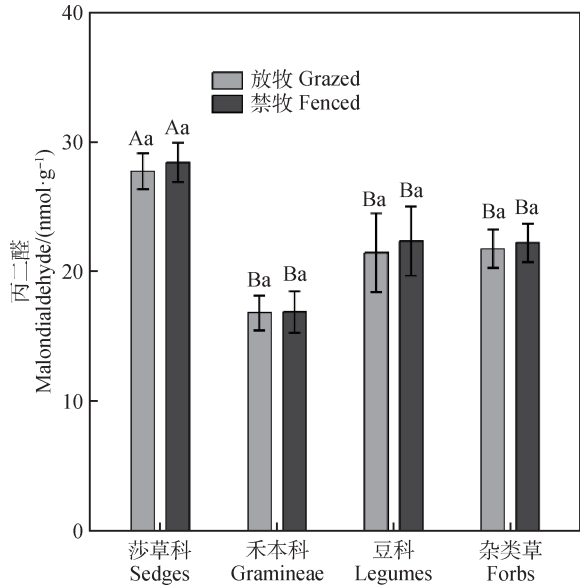


图 2 高寒草甸植物膜系统损伤指标在围栏内外以及功能群之间的比较

Fig. 2 Comparisons of membrane system damage indicators of alpine meadow plants between inside and outside of the fences and among different functional groups

2.4 群落水平耐寒生理指标指标和气候因子、土壤养分及群落特征的关系

群落水平上,气候因子与膜系统损伤和抗氧化酶活性呈显著正相关,土壤养分主要影响渗透调节物质,物种多样性指标与渗透调节物质及抗氧化酶活性呈显著负相关(图 5, $P<0.05$)。其中,MDA, POD, CAT 与 GSP 正相关, SOD 与 GST 正相关, SS、SOD 与 STN 负相关, SS、SP 与 STP 负相关, Pro、SS、CAT 与 Richness 及 Shannon 指数负相关, Pro 与 Simpson 指数负相关,地上生物量与 MDA 和 CAT 负相关。

GSP 可解释 MDA 含量 14.15% 的变异(图 6a, $P<0.05$)。Shannon 指数和 Richness 分别解释了

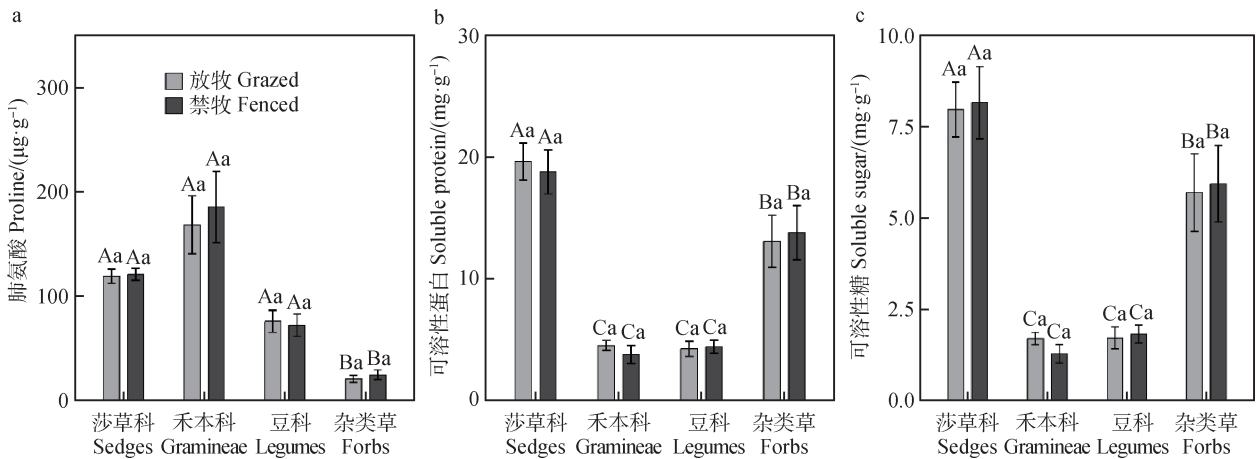


图 3 高寒草甸植物渗透调节物质在围栏内外以及功能群之间的比较

Fig. 3 Comparison of osmotic adjustment substances of alpine meadow plants between inside and outside of the fences and among different functional groups

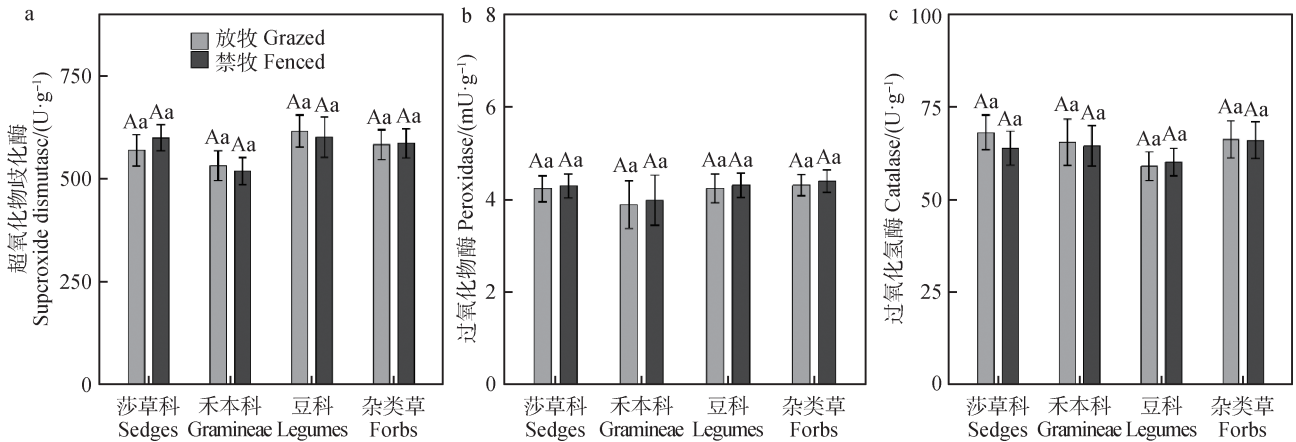


图 4 高寒草甸植物抗氧化酶在围栏内外以及功能群之间的比较

Fig. 4 Comparison of antioxidant enzymes of alpine meadow plants between inside and outside of the fences and among different functional groups

Pro 含量 26.59% 和 15.85% 的变异 (图 6b, $P < 0.05$)。STP (15.12%) 和 Shannon 指数 (11.92%) 共同解释 SP 含量 27.04% 的变异 (图 6c, $P < 0.05$)。STP, STN 和 Shannon 指数对 SS 影响显著 (图 6d, $P < 0.05$), 并分别解释了其方差的 16.13%, 13.65%, 13.53%。SOD 活性主要受 GST (21.19%) 和 Richness (19.25%) 的影响 (图 6e, $P < 0.05$)。GSP, GST, Shannon 指数和 SOC 含量对 POD 影响显著 (图 6f, $P < 0.05$), 分别解释了其方差的 36.59%, 13.28%, 8.34%, 5.94%。GSP, Shannon 指数和 Richness 对 CAT 影响显著 (图 6g, $P < 0.05$), 分别解释了其方差的 33.02%, 26.26%, 19.87%。

分别对土壤养分 (SOC, STN, STP)、群落特征

(Richness, Shannon, Simpson, Pielou indices)、渗透调节物质 (Pro, SS, SP) 和抗氧化酶活性 (SOD, POD, CAT) 分组进行主成分分析 (图 7)。各组指标对应的第一主成分 (PC1) 累计方差解释率分别为 76.9%, 69.8%, 71.6% 和 54.0%, 能较好地概括不同分组耐寒生理指标的核心信息。因此, 提取的第一主成分数据可用于后续结构方程模型 (SEM) 构建。

结构方程结果显示 (图 8), 地上生物量受 GST 和抗氧化酶活性直接影响, 其路径强度分别为 0.39 和 -0.41; 土壤养分和群落结构通过细胞间渗透压调节物质间接地影响抗氧化酶活性, 其作用强度为 -0.13 和 -0.18; GSP 通过抗氧化酶活性间接地影响地上生物量, 其作用强度为 -0.30。

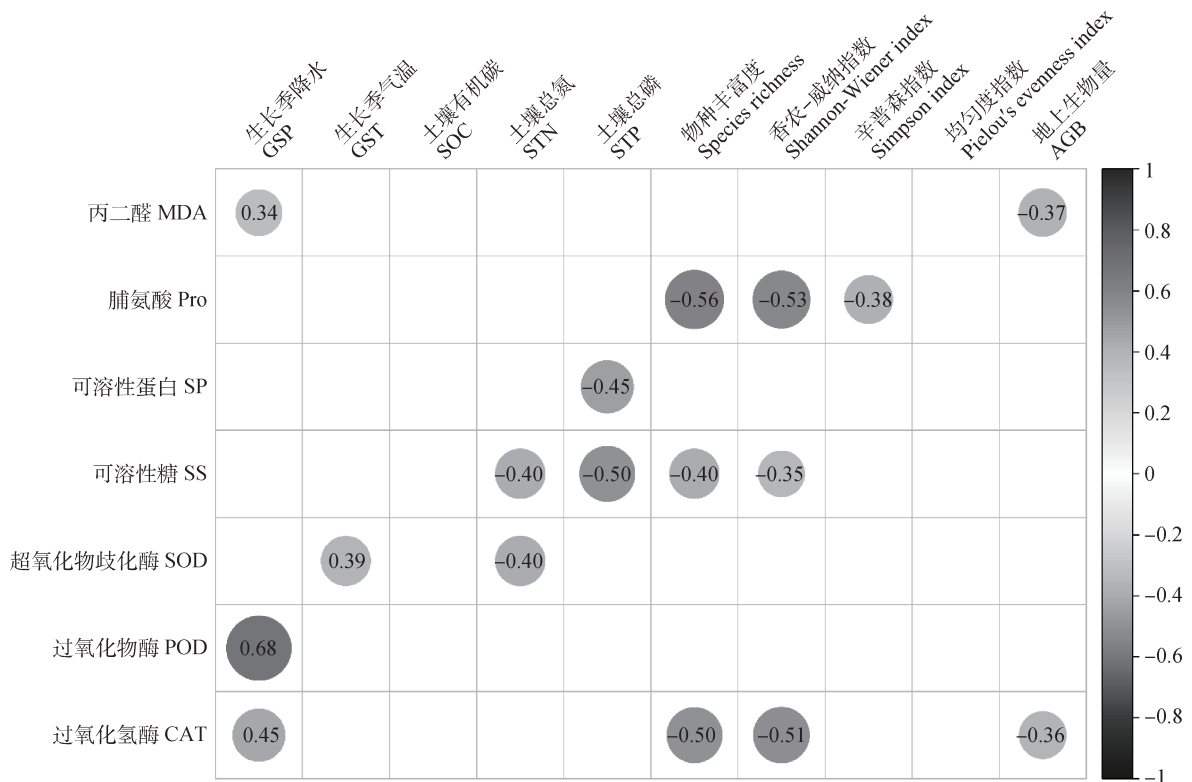


图 5 植物群落水平耐寒生理指标及其影响因子之间的相关性矩阵

Fig. 5 Correlation matrix between cold tolerance-related physiological indicators and influencing factors of alpine meadow plants at community levels

3 讨论

3.1 高寒草甸植物耐寒生理指标在围栏内外和功能群间的区别

不同物种及功能群植物的耐寒生理指标存在显著分化,但围栏封育未引起显著改变。本研究结果显示,高寒草甸围栏封育虽然提升了牧草地上生物量,但没有显著改变植物耐寒生理指标,说明短期封育虽然恢复了生产力,但未触发耐寒生理指标的适应性调整。这可能是当围栏封育缓解放牧压力后,资源优先分配至植物生长方面,并非耐寒物质的合成与积累^[37-38]。

不同物种及功能群植物渗透调节策略呈现显著分异,而抗氧化酶活性未表现出组间差异。莎草科植物(如高山嵩草)MDA 含量显著高于其他功能群^[39],反映其膜系统稳定性相对较低,但通过 SP 与 SS 的协同渗透调节实现功能代偿^[40]。低温胁迫可能诱导莎草科植物水解酶活性升高,促使淀粉向可溶糖转化以提升胞质渗透势^[41]。相比较而言,禾本科(如紫花针茅)与豆科植物(如二花棘豆)主要依赖 Pro 积累,其含量显著高于杂类草($P<0.05$)^[39,42-44],表明禾本科和豆科通过 Pro 含量调节

渗透压,提高逆境适应性。部分杂类草(如二裂委陵菜)则多种渗透物质均显著偏高。虽然高寒草甸植物渗透调节物质存在显著的组间差异,但抗氧化酶活性无显著差异。这可能因为采样期间温度未达激活阈值,其活性氧清除主要依赖非酶促抗氧化物质。因此,尽管不同功能群植物在膜系统稳定性和渗透调节物质含量上存在较大差异,但它们的抗氧化酶活性可能并未表现出相应的变化。

3.2 气候和土壤环境对牧草耐寒生理指标的影响

高寒草甸牧草耐寒生理指标受气候条件与土壤养分共同影响,但二者的作用机制存在显著差异。气候因子对牧草膜系统稳定性与抗氧化酶活性起着主导作用^[45]。GSP 会通过诱导氧化应激,显著增加 MDA 含量及 POD、CAT 活性($P<0.05$)。降水增加可能是依靠提高土壤湿度进而引发根系氧限制,导致活性氧积累,进而激活抗氧化酶系统以清除过氧化氢。然而在低温环境中,高寒草甸植物 MDA 含量降低与抗氧化酶活性下降并存^[46],说明植物可能转向非酶促抗氧化系统等替代途径以维持正常生理功能。土壤因子主要调控渗透调节物质与抗氧化酶活性。尽管,Luo 等^[47-48]指出抗干

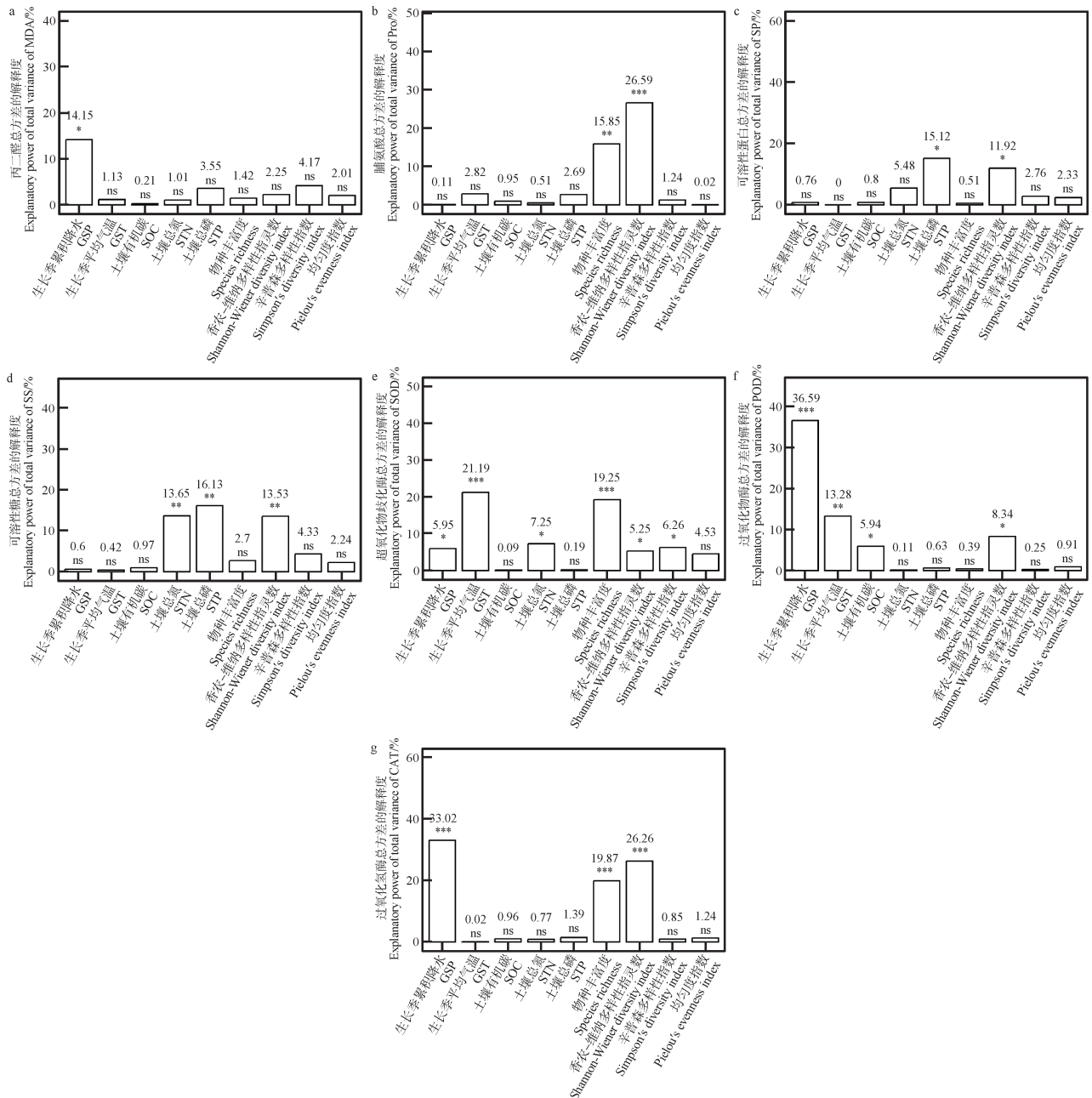


图 6 线性混合模型解析植物群落水平牧草耐寒生理指标的影响因子方差贡献

Fig. 6 Relative contributions of each influencing factor on the variance in tolerance-related physiological indicators of alpine meadow plants at community levels, as analyzed by linear mixed models

注: ns 表示该因子对耐寒生理指标变化解释不显著; *, **, *** 依次表示因子对指标变化解释显著 ($P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$)

Note: ns indicates that factors do not significantly explain the changes in cold tolerance-related physiological indicators; *, **, *** indicate that the factors explain significantly the changes in cold tolerance-related physiological indicators at the $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ levels, respectively

扰性状与土壤肥力相关性较低,但本研究发现 STN、STP 升高会显著降低 SS、SP 及 SOD 活性 ($P < 0.05$),这与吴榕等^[49]的结论相悖。这种不一致现象可能源于土壤养分的非线性效应:低氮会促进渗透物质积累,而高氮会促使碳分配向生长相关蛋白倾斜,从而抑制抗逆代谢^[50];磷富集则通过加速糖酵解过程消耗 SS。

3.3 植物多样性对牧草耐寒生理指标的影响

随着生物多样性指数的升高,植物耐寒生理指标相关数值呈显著下降趋势。Shannon 多样性指数是除 MDA 外其他耐寒生理指标的主要影响因子,这可能源于高多样性群落在面对环境胁迫时呈现出更强的补偿效应^[51-52]。较高的 Shannon 指数说明群落物种丰富且分布均匀,有利于构建复杂的生态

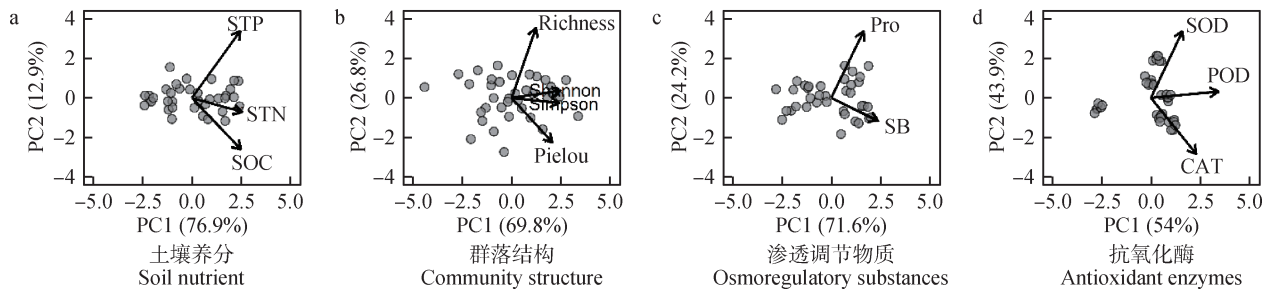


图7 土壤养分、群落结构、渗透调节物质及抗氧化酶的主成分分析

Fig. 7 Principal component analysis(PCA) of soil nutrients, plant community structure, osmoregulatory, and Antioxidant enzymes

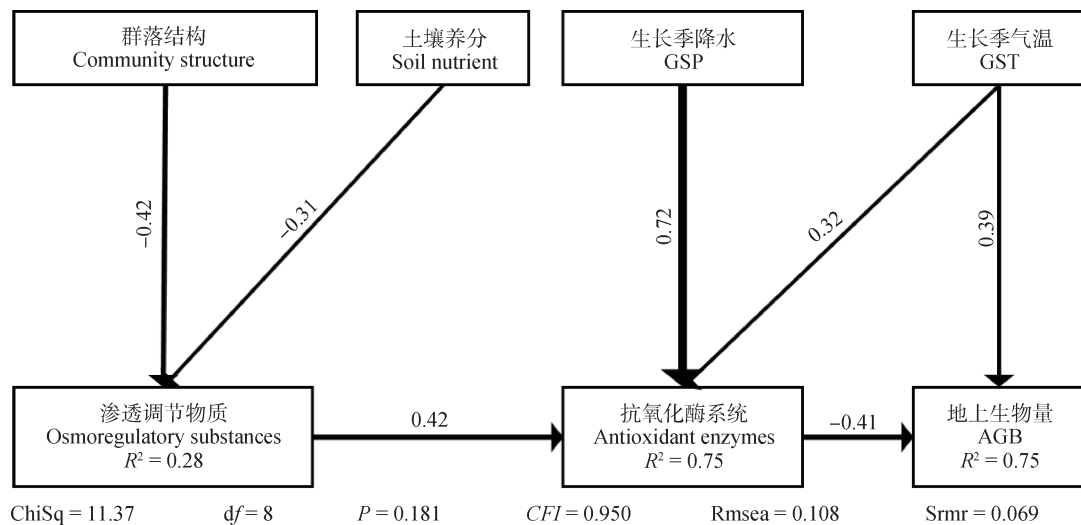


图8 基于结构方程模型的耐寒生理指标对地上生物量影响路径分析

Fig. 8 Influencing pathways of cold tolerance-related physiological indicators on aboveground biomass based on structural equation modeling

系统结构-功能网络。这种复杂性与结构冗余之间的正相关关系可有效提升生态系统稳定性和恢复力^[53],归因于低温胁迫下的自我调节能力和群落整体的耐寒特性。同时,物种多样性高的群落可通过资源互补性减轻单一胁迫,或通过稳定微环境降低植物对渗透调节物质的需求^[54]。

3.4 环境因子、群落结构及耐寒生理指标对地上生物量的影响机制

高寒草甸植物通过抗氧化酶系统、渗透调节物质合成等生理机制适应环境胁迫,而环境因子与群落结构通过复杂交互作用影响这些机制的表达,进而调控地上生物量。抗氧化酶作为胁迫防御的核心,其活性升高意味着植物将更多资源分配至活性氧清除等防御过程,而非生物量积累,从而导致地上生物量降低,这一资源分配权衡是植物应对逆境的普遍策略。生长季气温作为光合作用的关键驱动因素,在适宜范围内升高可促进碳水化合物合成

并增加地上生物量。在高寒草甸区,气温升高与抗氧化酶活性的关联更可能由强光照主导的氧化胁迫引发。强光照作为高寒草甸区固有的环境特征,其诱导的活性氧积累效应常超过温度升高的促进作用,最终促使植物通过增强抗氧化酶活性以适应强光下的氧化胁迫^[55-56]。降水通过土壤水分状况和微生物活动间接影响抗氧化酶活性。降水波动引发的水分胁迫或充足降水下微生物产生的氧化物质,均可诱导植物增强抗氧化能力,使其成为影响抗氧化酶活性的显著因子^[57-58]。渗透调节物质与抗氧化酶存在一定协同作用,前者维持细胞渗透压,后者清除活性氧,二者共同抵御低温胁迫。因此,高寒草甸植物渗透调节物质含量升高时常伴随抗氧化酶活性上升^[59-60]。优良的土壤条件能缓解资源限制与胁迫压力,使植物无需大量合成渗透调节物质^[61]。综上所述,环境因子与群落结构通过调控植物资源分配策略、协同激活耐寒系统,共同塑造高寒草甸植物的耐寒能力与干物质生产功能。

4 结论

高寒草甸是耐寒植物的发源地,具有重要的生态价值。本研究着重分析了高山嵩草草甸常见植物耐寒生理指标及其影响因素。研究结果证实生长季降水是高寒草甸植物抗氧化酶活性变异的首要影响因素,通过抗氧化酶活性间接地影响地上生物量。高寒草甸植物群落地上生物量还受到气温和抗氧化酶活性的直接影响。此外,土壤养分和群落结构则通过细胞间渗透压调节物质间接地影响抗氧化酶活性,进而影响干物质生产。因此,未来研究应着重解析耐寒生理指标与环境 and 植被因子的交互作用机理,提升公众对高寒草甸生态系统植物多样性与服务功能之间关系的深入理解。

参考文献

- [1] 丁勇,侯向阳,吴新宏,等. 气候变化背景下草原生态系统研究热点探讨[J]. 中国草地学报,2013,35(5):124-132
DING Y, HOU X Y, WU X H, et al. Discussion on research hotspots of grassland ecosystem under the background of climate change[J]. Chinese Journal of Grassland, 2013, 35(5): 124-132
- [2] 谢正新,次仁曲宗,杨智永,等. 植物对高寒环境的生理生态适应性研究进展[J]. 西藏科技,2023,45(6):11-19
XIE Z X, CIREN Q Z, YANG Z Y, et al. Research progress on physiological and ecological adaptability of plants to alpine environment[J]. Tibet's Science & Technology, 2023, 45(6): 11-19
- [3] 杜军,周刊社,袁雷,等. 1961—2010年藏北牧草生长季极端气温的变化特征[J]. 草业科学,2014,31(11):2026-2033
DU J, ZHOU K S, YUAN L, et al. Variation characteristics of extreme temperature events at grass growing season in Northern Tibet from 1961 to 2010[J]. Pratacultural Science, 2014, 31(11): 2026-2033
- [4] 缪雨珏,宗宁,李振威. 高寒植物功能性状权衡策略研究进展[J]. 应用与环境生物学报,2025,31(7):1157-1172
MIAO Y J, ZONG N, LI Z W. Research progress on trade-off strategies for functional traits in alpine plants[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2025, 31(7): 1157-1172
- [5] 安飞飞,李庚虎,陈霆,等. 植物耐寒生理及蛋白质组学研究进展[J]. 中国农学通报,2015,31(14):96-101
AN F F, LI G H, CHEN T, et al. Research progress on physiology and proteomics for cold tolerance in plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(14): 96-101
- [6] 徐呈祥. 提高植物抗寒性的机理研究进展[J]. 生态学报, 2012, 32(24): 7966-7980
XU C X. Research progress on the mechanism of improving plant cold hardiness[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(24): 7966-7980
- [7] 王芳,王淇,赵曦阳. 低温胁迫下植物的表型及生理响应机制研究进展[J]. 分子植物育种,2019,17(15):5144-5153
WANG F, WANG Q, ZHAO X Y. Research progress of phenotype and physiological response mechanism of plants under low temperature stress[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(15): 5144-5153
- [8] 刘俊羽,杨帆,毛爽,等. 植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展[J]. 生物工程学报,2021,37(8):2658-2667
LIU J Y, YANG F, MAO S, et al. Advances in the physiological functions of plant lipids in response to stresses[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2021, 37(8): 2658-2667
- [9] TRAVERSO N, MENINI S, MAINERI E P, et al. Malondialdehyde, a lipoperoxidation-derived aldehyde, can bring about secondary oxidative damage to proteins[J]. The Journals of Gerontology Series A, Biological Sciences and Medical Sciences, 2004, 59(9): B890-B895
- [10] 易小林,李名扬,池浩,等. 水杨酸缓解干旱、高温及双重胁迫下对紫御谷内源激素及渗透调节物质的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版),2014,36(2):62-67
YI X L, LI M Y, CHI H, et al. Influences of salicylic acid (SA) on the contents of endogenous hormones and osmotic adjustment substances in purple majesty under drought and/or high temperature[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2014, 36(2): 62-67
- [11] 李春燕,陈思思,徐雯,等. 苗期低温胁迫对扬麦16叶片抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J]. 作物学报,2011,37(12): 2293-2298
LI C Y, CHEN S S, XU W, et al. Effect of low temperature at seedling stage on antioxidation enzymes and cytoplasmic osmoticum of leaves in wheat cultivar Yangmai 16[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(12): 2293-2298
- [12] 陈璇,李金耀,马纪,等. 低温胁迫对春小麦和冬小麦叶片游离脯氨酸含量变化的影响[J]. 新疆农业科学,2007,44(5): 553-556,544
CHEN X, LI J Y, MA J, et al. Effect of low temperature stress on change of free proline content in the leaves of spring and winter wheat[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2007, 44(5): 553-556, 544
- [13] MA P, SU S, LI Y, et al. Effects of exogenous proline on osmotic adjustment and antioxidant enzymes in the leaves of *Nitraria tangutorum* under natural drought stress [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2020, 55(4): 121
- [14] SINGH A, SATHEESHKUMAR P K. Reactive oxygen species (ROS) and ROS scavengers in plant abiotic stress response[M]// Stress biology in photosynthetic organisms. Singapore: Springer Nature Singapore, 2024: 41-63
- [15] MEDINAS D B, AUGUSTO O. Mechanism of the peroxidase activity of superoxide dismutase 1[J]. Free Radical Biology & Medicine, 2010, 49(4): 682; authorreply683-682; authorreply684
- [16] 周洁仪,赵文武,杨杨,等. 2种狼尾草属牧草萌发期和苗期抗旱性综合评价[J]. 中国草地学报,2023,45(8):50-59

- ZHOU J Y, ZHAO W W, YANG Y, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance of two different *Pennisetum* species during seed germination and seedling growth stages[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(8): 50-59
- [17] 薛鑫, 张芊, 吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J]. 生物技术通报, 2013, 29(10): 6-11
- XUE X, ZHANG Q, WU J X. Research of reactive oxygen species in plants and its application on stress tolerance[J]. Biotechnology Bulletin, 2013, 29(10): 6-11
- [18] 白英俊, 李国瑞, 黄凤兰, 等. 活性氧与植物抗氧化系统研究进展[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(36): 1-3
- BAI Y J, LI G R, HUANG F L, et al. Research progress of reactive oxygen species and plant antioxidant system[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2017, 45(36): 1-3
- [19] 魏婧, 徐畅, 李可欣, 等. 超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性[J]. 植物生理学报, 2020, 56(12): 2571-2584
- WEI J, XU C, LI K X, et al. Research progress of superoxide dismutase and plant stress resistance [J]. Plant Physiology Communications, 2020, 56(12): 2571-2584
- [20] WANG Y, WANG J, SARWAR R, et al. Research progress on the physiological response and molecular mechanism of cold response in plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1334913
- [21] ZHANG Z L, LIU Z H, SONG H N, et al. Protective role of leaf variegation in *Pittosporum tobira* under low temperature: insights into the physio-biochemical and molecular mechanisms[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(19): 4857
- [22] AUGUSTYNIAK A, PAWŁOWICZ I, LECHOWICZ K, et al. Freezing tolerance of *Lolium multiflorum* / *Festuca arundinacea* introgression forms is associated with the high activity of antioxidant system and adjustment of photosynthetic activity under cold acclimation[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(16): 5899
- [23] NIEMAN T, HOOGZAAD Y, MARCOTTE S J E, et al. Contrasting root overwintering strategies of perennial wetland monocots[J]. Botany, 2018, 96(10): 653-661
- [24] ZHOU L X, ULLAH F, ZOU J X, et al. Molecular and physiological responses of plants that enhance cold tolerance [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(3): 1157
- [25] TAHER D, NOFAL E, HEGAZI M, et al. Response of warm season turf grasses to combined cold and salinity stress under foliar applying organic and inorganic amendments[J]. Horticulturae, 2023, 9(1): 49
- [26] ZHENG Y, LUO L D, WEI J J, et al. The glutamate receptors *AtGLR1.2* and *AtGLR1.3* increase cold tolerance by regulating jasmonate signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2018, 506(4): 895-900
- [27] WEGGLER K, ELSÄBER M. The influence of nitrogen applications and low rainfall conditions on yield of mixed grass-legume grassland for 2 years[J]. Nitrogen, 2023, 4(2): 194-208
- [28] RAZA A, CHARAGH S, ZAHID Z, et al. Jasmonic acid: a key frontier in conferring abiotic stress tolerance in plants [J]. Plant Cell Reports, 2021, 40(8): 1513-1541
- [29] 毛飞, 卢志光, 张佳华, 等. 近40年那曲地区气候特征分析[J]. 高原气象, 2007, 26(4): 708-715
- MAO F, LU Z G, ZHANG J H, et al. Analysis of climatic characteristics in Naqu area in recent 40 years[J]. Plateau Meteorology, 2007, 26(4): 708-715
- [30] 单增尼玛, 旦增桑姆. 西藏那曲地区气候变化与畜牧业的关系[J]. 吉林农业, 2018(17): 107-108
- DANZENG N M, DANZENG S M. Relationship between climate change and animal husbandry in Naqu area of Xizang [J]. Agriculture of Jilin, 2018(17): 107-108
- [31] 万运帆, 高清竹, 林而达, 等. 西藏那曲地区草地植被及土壤养分状况调查[J]. 草业科学, 2006, 23(5): 7-11
- WAN Y F, GAO Q Z, LIN E D, et al. Investigation of grassland growth and soil nutrient situation in Naqu prefecture of Tibet [J]. Pratacultural Science, 2006, 23(5): 7-11
- [32] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548
- FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, et al. Methods and protocols for plant community inventory [J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 533-548
- [33] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2000
- BAO S D. Soil Agrochemical Analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000
- [34] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导[M]. 北京: 科学出版社, 2016
- SHI H T. Experimental Guide to Plant Stress Physiology [M]. Beijing: Science Press, 2016
- [35] CARMONA C P, ROTA C, AZCÁRATE F M, et al. More for less: sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients[J]. Functional Ecology, 2015, 29(4): 579-588
- [36] 冷建飞, 高旭, 朱嘉平. 多元线性回归统计预测模型的应用[J]. 统计与决策, 2016, 32(7): 82-85
- LENG J F, GAO X, ZHU J P. Application of multivariate linear regression statistical prediction model [J]. Statistics & Decision, 2016, 32(7): 82-85
- [37] ZÜST T, AGRAWAL A A. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis[J]. Annual Review of Plant Biology, 2017, 68: 513-534
- [38] 王芳草, 董全民, 冯斌, 等. 牦牛和藏羊单牧、混牧对高寒草地星毛委陵菜营养与生殖生长权衡的影响[J]. 草业科学, 2023, 40(7): 1866-1874
- WANG F C, DONG Q M, FENG B, et al. Effects of single and mixed grazing of yak and Tibetan sheep on the balance between vegetative and reproductive growth of *Potentilla acaulis* in alpine grassland [J]. Pratacultural Science, 2023, 40(7): 1866-1874
- [39] 何子华, 杨成行, 王沛, 等. 高寒地区6种禾本科牧草对低温胁迫的生理响应及耐寒性评价[J]. 草业科学, 2021, 38(10): 2019-2028
- HE Z H, YANG C H, WANG P, et al. Effect of low-temperature stress on the physiological responses of six gramineous forages in alpine regions and evaluation of their cold resistance [J]. Pratacultural Science, 2021, 38(10): 2019-2028

- [40] 马晓林,赵明德,王慧春,等. 高寒牧草在不同温度和盐胁迫作用下的生理生化响应[J]. 生态科学,2016,35(3):22-28
MA X L, ZHAO M D, WANG H C, et al. The physiological and biochemical response of alpine plants to different temperature and salt stress[J]. Ecological Science, 2016, 35(3): 22-28
- [41] 姚明华,徐跃进,邱正明,等. 茄子品种耐冷性与脯氨酸和可溶性糖含量的关系[J]. 湖北农业科学,2004,43(4):88-90
YAO M H, XU Y J, QIU Z M, et al. The correlationship of chill-tolerance with Pro, soluble sugar in eggplant[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2004, 43(4): 88-90
- [42] 柳文蔚,刘鑫,雷映霞,等. 老芒麦种质资源抗寒性综合评价及冷胁迫下的生理反应[J]. 草业学报,2023,32(8):152-163
LIU W W, LIU X, LEI Y X, et al. A comprehensive evaluation of cold resistance and the physiological response of *Elymus sibiricus* genotypes[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(8): 152-163
- [43] 伪玛张,次仁曲宗,汪诗平,等. 暖季补饲对高寒牧区天然草地放牧泌乳牦牛产乳性能的效应[J]. 草业科学,2024,41(1):195-206
WEI M Z, CIREN Q Z, WANG S P, et al. Effects of warm season supplementary feeding on the milk performance of lactating yaks grazing on natural grassland in an alpine pastoral area[J]. Pratacultural Science, 2024, 41(1): 195-206
- [44] 段伟,穆妮热·米吉提,加米丽古丽·伊明,等. 20份黄花苜蓿种质低温胁迫生理响应及抗寒性评价[J/OL]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=CDXU20250821001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>, 2025-08-21/2025-10-24
DUAN Wei; MIJIT Munire; YIMIN Jamilaigul; WANG Yuxiang; LI Qian. Physiological responses to low-temperature stress and cold resistance evaluation of 20 *Medicago falcata* germplasms [J/OL]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=CDXU20250821001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>, 2025-08-21/2025-10-24
- [45] 黄小芳,石培礼,余成群,等. 非生物胁迫下牧草抗逆性研究进展[J]. 草地学报,2023,31(5):1293-1301
HUANG X F, SHI P L, YU C Q, et al. A review of abiotic stress resistance of forages[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(5): 1293-1301
- [46] FU G, SHEN Z X, SUN W, et al. A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(1): 57-65
- [47] LUO D N, YANG G J, ZHANG G R, et al. Nutrient addition alters drought resistance and resilience *via* forb abundance in a temperate grassland[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2025, 380: 109385
- [48] JAGER M M, RICHARDSON S J, BELLINGHAM P J, et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits[J]. Journal of Ecology, 2015, 103(2): 374-385
- [49] 吴榕,吴艳玲,郑国华,等. 氮素添加对几种荒漠植物生理指标的影响[J]. 现代农业,2021(3):3-8
WU R, WU Y L, ZHENG G H, et al. Effects of nitrogen addition on physiological indexes of several desert plants[J]. Modern Agriculture, 2021(3): 3-8
- [50] 张燕,陈静,田军熊,等. 低磷胁迫对玉米抗氧化系统及可溶性糖含量阶段性变化的影响[J]. 黑龙江农业科学,2015(11):11-16
ZHANG Y, CHEN J, TIAN J X, et al. Effect of low-P stress on maize antioxidant system and soluble sugar content[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2015(11): 11-16
- [51] 李生梅,杨路遥,齐雯潇,等. 气候和景观多样性对青藏高原草地植物多样性与生物量的影响[J]. 生态学报,2025,45(7):3353-3369
LIS M, YANG L Y, QI W X, et al. Effects of climate and landscape diversity on grassland plant diversity and biomass on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3353-3369
- [52] 杨玉珍,曾佑炜. 植物生理学[M]. 第2版. 北京:化学工业出版社,2020
YANG Y Z, ZENG Y W. Plant Physiology[M]. 2nd ed. Beijing: Chemical Industry Press, 2020
- [53] 党承林. 植物群落的冗余结构——对生态系统稳定性的一种解释[J]. 生态学报,1998,18(6):665-672
DANG C L. Redundancy structure in phytocoenosis as an explanation of ecosystem stability[J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(6): 665-672
- [54] LORANGER-MERCIRIS G, BARTHES L, GASTINE A, et al. Rapid effects of plant species diversity and identity on soil microbial communities in experimental grassland ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2336-2343
- [55] SZYMAŃSKA R, ŚLESIAK I, ORZECZOWSKA A, et al. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 139: 165-177
- [56] YING Z, FU S B, YANG Y P. Signaling and scavenging: unraveling the complex network of antioxidant enzyme regulation in plant cold adaptation[J]. Plant Stress, 2025, 16: 100833
- [57] HUANG W D, HE Y Z, WANG H H, et al. Leaf physiological responses of three psammophytes to combined effects of warming and precipitation reduction in horqin sandy land, Northeast China[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 785653
- [58] XIAO L, MA Y Y, YUWEN P, et al. Mixed grass species differ in rhizosphere microbial community structure and function response to drought compared to monocultures[J]. Rhizosphere, 2022, 24: 100615
- [59] YANG J Y, WANG P J, LI X J, et al. Regulation of cold resistance by the polyamine biosynthetic gene *SISPS2* *via* modulating the antioxidant enzyme system and osmotic regulatory substances in *Solanum lycopersicum* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 216: 105531
- [60] TIAN Z M, HE J D, WANG Z Y, et al. Correction: exogenous melatonin enhances drought tolerance and germination in common buckwheat seeds through the coordinated effects of antioxidant and osmotic regulation[J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1): 897
- [61] WANG C T, WANG G X, LIU W, et al. The effects of plant-soil-enzyme interactions on plant composition, biomass and diversity of alpine meadows in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. International Journal of Ecology, 2011, 2011(1): 180926