

全球变化对北半球高纬度地区主要越桔属物种的影响

黄磊¹, 姜国斌¹, 王贺新², 李根柱², 金华¹, 郑云普²

(1. 大连民族学院 环境与资源学院, 辽宁 大连 116600; 2. 大连大学 现代农业研究院, 辽宁 大连 116622)

摘要:越桔属植物是一类生存于林下环境的低矮灌木植被, 该类植物群落的分布区通常位于北半球高纬度地区的寒带森林或苔原地带。为了预测全球变化背景下越桔属植物的响应和适应能力, 文章综述了高纬度地区寒带森林灌木层中最具代表性的 3 个越桔属主要物种(欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔)的最新研究进展, 重点介绍了全球变化导致的气候变暖、大气 CO₂ 浓度增加、极端干旱事件、大气氮素沉降、积雪覆盖的改变以及紫外线辐射增强等不同环境因素对欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔产生的影响, 综合分析了越桔属不同物种对全球变化的生理生态学响应机制和适应策略。

关键词:全球变化; 越桔属植物; 欧洲越桔; 红豆越桔; 笃斯越桔; 适应策略

中图分类号:S 663.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)22-0190-06

越桔属(*Vaccinium*)植物属杜鹃花科(Ericaceae), 是广泛分布于林下环境的低矮灌木植被类型。目前全球越桔属植物的野生物种约有 450 个, 分布于北半球、亚洲热带地区以及美洲的中南部地区。通常而言, 越桔属植物的大部分物种(如欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔)主要分布在北半球的高纬度地区, 其分布区域一般从寒带森林南端到北部的苔原地带。由于大部分的越桔属植物果实内都富含具有较强抗氧化活性的花青素类物质(Anthocyanins), 现如今已成为重要的林下经济植物而被广泛开发和利用, 对越桔属野生植物资源造成了严重的破坏。同时, 由于毁林开荒、大面积营造人工林等人为因素, 也使得越桔属植物适生环境的范围和野生物种资源量越来越少。然而, 更为重要的是近年来随着人类活动的加剧及工业化进程的不断推进, 大气中 CO₂、CH₄ 及 N₂O 等温室气体浓度的不断增加, 引起了全球气温持续升高, 导致了全球的降水量和降水区域发生改变、极端气候事件频发, 引起了全球环境产生巨大的变化(包括大气 CO₂ 浓度升高、全球气候变暖、大气氮沉降及极端干旱等), 进而改变了适宜越桔属植物生存的环境, 这

可能会对越桔属植物的生长、发育、繁殖过程甚至整个高山生态系统都产生深远的影响。因此, 深入研究高纬度地区主要越桔属植物物种对全球变化的响应和适应策略, 有助于全面了解未来全球变化对越桔属植物生理生态学特性可能的影响机制, 为越桔属植物资源的保护和管理提供理论依据。

欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔是分布于北半球高纬度地区的 3 种重要林下经济植物。同时, 由于欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔具有不同的生存策略, 也常被认为是寒带森林灌木层的 3 个典型模式物种。欧洲越桔是落叶树种, 秋季时叶子会脱落为过冬做准备; 然而红豆越桔却为常绿树种, 其树叶可以保留多年不脱落。除了这些截然不同的生存策略外, 这 2 个物种栖息地环境也不同。欧洲越桔一般为湿地环境森林下的优势灌木物种; 红豆越桔则通常为潮湿的、甚至干燥森林下矮小的优势灌木物种; 而笃斯越桔则为潮湿的、酸度较低的森林下矮小的优势灌木物种。由此可见, 这 3 个物种对生态环境显示出不同的适应性。这 3 个物种对其它的环境胁迫是否也都会有不同的反应, 或者同为越桔属的物种, 那么在面对环境胁迫因子时是否会表现出一些共同的趋势尚有待研究。因此, 文章综述了北半球高纬度地区具有代表性的 3 个越桔属物种(欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔)对全球变化的响应和适应策略, 并综合分析了全球变化不同环境胁迫因子(气候变暖、大气 CO₂ 浓度升高、氮沉降及干旱等)对三者生理生态学特性的影响机制。

1 气候变暖对越桔属植物产生的影响

基于气候和生态学模型的预测结果表明, 寒带和亚

第一作者简介:黄磊(1988-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态学。

责任作者:郑云普(1981-), 男, 博士, 讲师, 现主要从事全球变化生态学领域等研究工作。E-mail: zhengyunpu_000@sina.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31400418, 30972348); 中国博士后科学基金面上资助项目(2014M1044); 大连大学博士科研启动基金资助项目; 大连民族学院研究生创新基金资助项目(YCX20141035)。

收稿日期:2014-09-02

寒带地区冬季的温度将增加 4~7℃^[1]。从该地区植物越冬的角度来看,上述的预测确实是一个非常重要的结论。早在 20 世纪 60 年代,Havas^[2]就提出了开创性的观点,认为欧洲越桔是一个非保守性的物种,这就意味着该物种的深休眠期将会在年初结束,一旦感受到适宜的外界环境,欧洲越桔便解除休眠的状态立即开始生长。这个适宜的外界环境条件即为高于 0℃的环境温度足够的高才可以逐步累积生长的基元^[3]。以往的研究结果表明,当冬季环境温度升高 2~3℃时,造成植物冷驯化消除过程的加速,欧洲越桔在 12 月份的耐寒性已经开始呈现显著降低的趋势^[4]。同样,Taulavuori 等^[5]基于人工气候箱进行的试验研究发现,在 1 月中旬时将欧洲越桔置于 10℃的环境中 2 周后便开始复苏和生长,此项研究的结果证实欧洲越桔确实是一个非保守性的物种。另外,近期的研究结果显示,在欧洲越桔的生长季开始之初试验增温显著降低了欧洲越桔叶片的抗寒性^[6]。同时,最新的研究也发现积雪融化后的 2~3 周内当环境温度下降到 -1.5℃时,试验增温处理后的欧洲越桔比对照更容易遭受到冰冻的伤害^[7]。相似的冻害事件也同样发生在冬季的亚寒带地区,但是却对越桔属植物造成了比上述更加惨重的损失。在冬季出现短期的极端温暖环境后(积雪快速融化并使越桔属植物处于 2~10℃的温度下)继续使其生长在正常的冬季环境,结果导致欧洲越桔和红豆越桔 50%和 80%的死亡率;冬季的极端温暖事件还使欧洲越桔的发芽期延迟 1 周,开花量减少 90%^[8]。另外,Bokhorst 等^[8]所测的生理参数结果也表明,欧洲越桔更容易受到温度变暖事件的影响。例如,由于持续的增温将会加速红豆越桔的物候发生进程,则红豆越桔的发芽期延迟是对冬季极端温暖条件的一个明显的应激反应^[9]。因此,从冬季到生长季开始这段时间的增温试验可能会对越桔属植物物种造成很大的伤害;而有利的方面则仅是有可能会使某些物种的发芽期提前^[10]。例如,王颖^[11]通过短期的模拟增温试验发现,笃斯越桔对增温的响应非常显著,特别是在生长季末期,增温推迟了高山笃斯越桔的生长末期,使物候期延长。同时也有研究结果表明,红豆越桔光合作用的适宜温度范围在 15~28℃,其最适温度为 20℃。如果温度低于 10℃和高于 30℃净光合速率就会迅速的下降进而影响到红豆越桔的正常生长^[12]。

在以往的试验研究中已经观察到增温显著促进红豆越桔枝条的生长,尤其是在水分充足的条件下^[13]。因此,利用开顶箱进行试验增温的条件下红豆越桔的覆盖度会呈现出增加的趋势^[14]。另外,王颖^[11]利用开顶式同化箱内对高山笃斯越桔进行 4 个月的模拟增温试验,结果显示增温导致笃斯越桔的盖度增加了 10%,同时其叶片面积和生物量都有明显的增加,这表明增温也促进

了笃斯越桔的生长。Suzuki 等^[15]利用开顶式同化箱法控制环境温度研究日本北部 Taisetsu 山脉高山极地植物物候对模拟增温的响应,当试验进行到第 3 个生长季时,发现只有笃斯越桔提前发芽。此外,Suzuki 等^[16]关于土壤增温的试验研究结果表明,3 年的土壤增温处理使欧洲越桔并没有对高浓度 CO₂ 表现出衰落的现象,甚至还促进了其生长速率。Dawes 等^[17]对土壤增温 5 年的试验研究结果表明,增温在很大程度上提高了土壤中 N 的利用效率,导致欧洲越桔和红豆越桔的茎、枝的生物量分别提高了 62%和 80%。然而,在土壤增温处理到第 5 年时却并没有发现增温对植物生长或者土壤中 N 循环的影响,表明植物对增温的长期响应可能并没有短期的变化明显。迄今为止,全球变暖对越桔属物种生长过程的影响无疑是通过改变 CO₂ 浓度以及营养物质和水分利用的有效性。

2 大气 CO₂ 浓度升高对越桔属植物产生的影响

以往大量的研究结果表明,提高的大气 CO₂ 浓度没有改变欧洲越桔植物体内的谷胱甘肽的浓度;同时,大气 CO₂ 浓度升高也并没有对欧洲越桔的抗寒性产生影响^[18-19]。另外,Rinnan 等^[20]在对欧洲越桔抗寒性的相关研究中也同样观察到了类似的现象。Taulavuori 等^[21]对瑞士阿尔卑斯山的亚高山生态系统利用高浓度 CO₂ 熏蒸处理 9 年后的研究结果表明,提高的大气 CO₂ 浓度显著降低了物种的丰富度。然而,该高山生态系统内生存的欧洲越桔群落却在其它物种付出代价时得到了益处。同时,提高的大气 CO₂ 浓度也并没有对欧洲越桔根系的生长产生影响^[22]。因此,上述相关研究的结果表明欧洲越桔具有较强的耐受高浓度 CO₂ 的能力。然而,大多数研究的结果显示,越桔属植物尤其是欧洲越桔能很好地应对大气 CO₂ 浓度的升高。已有的一些证据表明,在欧洲越桔生长季刚开始之时,提高的大气 CO₂ 浓度可能会降低其叶片的抗寒性^[23]。另有报道指出,高浓度的 CO₂ 减缓了红豆越桔根的生长速率,但是在同一研究中却发现提高的大气 CO₂ 浓度却显著提高了欧洲越桔根的生长量^[24]。由此可见,越桔属不同植物物种可能会对大气 CO₂ 浓度的升高产生不同的响应。然而,目前关于大气 CO₂ 浓度升高对欧洲越桔的影响机理并没有定论。以往的研究结果表明,CO₂ 浓度的升高对越桔属植物产生的积极影响可能是由于高浓度 CO₂ 降低了植物叶片的气孔导度,从而进一步提高植物的水分利用效率^[25]。

3 极端干旱事件对越桔属植物产生的影响

基于气候模型的预测结果显示,到 21 世纪末北极地区的降水将可能增加约 20%,尤其是在冬季时增加的趋势最为明显。然而,在北极的某些地区,例如斯堪的纳维亚半岛,夏季降水量以及降水的时间却可能会减

少^[26]。因此,该地区在夏季时降水量的显著减少,再加上周期性的温度升高,势必增加了高纬度地区植物受到干旱胁迫的概率。

关于干旱胁迫对欧洲越桔产生的影响,以往的研究结果表明欧洲越桔叶片的大小和叶片气体交换速率等对干旱处理没有产生明显的响应^[27]。然而,欧洲越桔叶片的不对称性似乎是一个反映植物受生理胁迫更加敏感的指标。在未来的气候变化背景下,欧洲越桔经受干旱胁迫的强度会逐渐增加,从而进一步加大欧洲越桔受到生理胁迫的程度^[27]。另外,在欧洲越桔的生长发育阶段,它也可能会逐步累积应对干旱胁迫的经验,从而降低干旱对其产生伤害的程度。已有的研究发现,水分胁迫对于欧洲越桔叶片早期发育的影响不明显,而在成熟期却明显加速了叶片的衰老过程^[28]。由于欧洲越桔属于落叶树种,它可能通过提前脱落叶片来逃离极端干旱所带来的更多破坏性的影响。另外,许多的研究还发现在高浓度 CO₂ 的条件下 C₃ 植物叶片水分利用效率会显著地提高^[29-30]。因此,在未来高浓度 CO₂ 环境下,欧洲越桔可能更好的应对高纬度地区周期性的干旱胁迫。

极端干旱发生的时间也可能对越桔属植物的有性生殖产生深远的影响。在对高丛越桔物种的研究中发现,果实生长和成熟期间的水分胁迫通过降低果实平均的重量和大小来影响越桔属植物的果实产量^[31]。然而,低丛越桔属植物物种的果实大小却没有受到干旱和灌溉处理的影响,但似乎这些野生的越桔物种已经形成了一套完整的应对干旱胁迫的策略;越桔属植物可能会在土壤水分不足的情况下进行营养生长,而在水分充足的环境下进行生长^[32]。

4 大气氮沉降过程对越桔属植物产生的影响

对于大气成分的长期监测数据表明,北半球大气中的 NO_x 和 SO_x 气体在 1990—2000 年间比以往减少了 50%;上述气体的显著减少主要是通过氮、硫沉降的方式进入了土壤系统中,最终造成北极高纬度地区土壤的严重酸化^[33]。然而,进入土壤中的氮素不仅会加速土壤的酸化进程,同时也会作为营养元素或者胁迫因素对植物体本身产生直接的影响。有研究表明,适当浓度的外源 NO 处理高灌蓝莓显著减缓了高温对其光合系统Ⅱ(PSⅡ)的抑制,高灌蓝莓的 PSⅡ最大光化学效率(Fv/Fm)、实际光化学效率(ΦPSⅡ)、光化学猝灭系数(qP)等下降缓慢,使光合位点免受高温胁迫的伤害;同时叶片质膜透性和丙二醛含量降低,而超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性升高,从而促进了脯氨酸的积累,减轻了高温对细胞膜的伤害^[34]。

以往的研究结果表明,北极地区日趋增加的氮沉降量显著提高了森林的土壤肥力,从而使植物过多的投资

于营养生长,导致分布于该地区的欧洲越桔和红豆越桔产量降低^[35-36]。然而,夏天的生长季植物生长在由于土壤施肥或污染导致较高氮浓度条件下却是一件非常奢侈的事情。同时,20 世纪 90 年代的研究结果显示,冬季越桔的顶端枯死也是氮过量产生的结果^[37-41]。上述的研究在一定程度上是推测的,因为它们不能提供任何有关测量抗寒性的数据。以往很长一段时间内,科学界的学者们达成一致的共识认为,额外增加的 N 素不利于植物的越冬^[42-47]。然而,近年来的试验数据及研究结果却并不支持上述多年以来达成的共识。事实上,研究者们已经发现,尽管氮素的供给没有提高欧洲越桔的抗寒性^[19],但却显著增加了红豆越桔的抗寒性^[21]。另外,近年来的许多研究还发现添加的氮素也显著提高了在其它物种的抗寒性,包括松树^[48]、石楠^[49]以及橡木^[50]等树种。

5 高纬度地区积雪覆盖量减少对越桔属植物产生的影响

基于气候模型预测的结果表明,未来在北半球高纬度地区的气候将呈现出冬季不仅积雪存在时间缩短,而且积雪覆盖量也将呈现出显著减少的趋势^[1]。通常认为,雪是对于低温和太阳热能的良好绝缘体。根据 Raunkier 的分类标准,能够适应在雪下过冬的木本植物被称为地上芽植物。这些植物一旦适应了积雪的保护,当积雪变薄或者减少时都可能会导致植物面临冷冻、干燥和光氧化等越冬问题^[51-52]。另一个有趣的研究发现,来自寒冷气候区的欧洲越桔种群对霜冻比来自温和气候区的欧洲越桔种群更加敏感^[2]。尽管起初这种现象看起来并似乎不合逻辑,但却可以通过欧洲越桔对雪盖适应性的角度来理解。因此,上述现象的产生可能是由于来自于气候温和地区的种群在冬季寒冷的选择的压力下发生进化,已经对该地区持续时间较短且很薄的雪盖产生了较强的适应性。

有关北半球高纬度地区越桔属植物越冬机理的研究结果表明,尽管冬季没有积雪覆盖并没有对欧洲越桔造成严重的伤害,但却延长了芽的休眠期、减少了茎的伸长量以及减缓了嫩枝的生理生化反应,例如脂质的过氧化反应和花青素的生产过程^[53]。长达 9 年的雪盖处理试验发现,冬季积雪导致欧洲越桔减少 82%^[54]。另有更长时间的后续试验(30 年)结果显示,在北半球的高纬度地区早期的融雪将有利于欧洲越桔芽体的萌发和生长。同时,早期的融雪还会延长欧洲越桔的生长期,这将可能会进一步导致生长初期的季节性霜冻事件影响到该植物的生长和发育过程^[55]。

与欧洲越桔相比有所不同的是红豆越桔可能并不需要如此之厚的雪盖来越冬。例如,2009 年芬兰北部地区冬季的积雪来的比较晚,而且整个冬天的积雪层都非

常的薄,这几乎不可能覆盖红豆越桔这种低矮的灌木群落。然而,在该积雪条件下进行的试验研究却发现红豆越桔在这样的低温环境条件下存活下来没有任何的问题;同时,该试验研究的结果还表明红豆越桔受到的光抑制作用会随着春季太阳光照的增强而逐渐增加^[56]。如此看来,该地区每年冬季仅几厘米深的雪层就能使这种宽叶、常绿的红豆越桔避免冬季干燥和光抑制 2 个关键环境胁迫因子的伤害,因此每年冬季的雪盖才有可能该物种真正解决越冬问题的有效途径。同上述结论相一致的研究结果显示,当春天积雪融化后红豆越桔的光抑制作用显著增加^[57-58]。另外,还有的研究发现,像红豆越桔这样开花较晚的植物物种对融雪的处理没有明显的响应^[59]。综上所述,目前多方面的试验证据和种种迹象均表明由于高纬度地区的越桔属植物已经适应了雪盖下面越冬,它们并没有进化出针叶树种所具备的光合作用水平下调的机制。

6 紫外辐射量增加对越桔属植物产生的影响

众所周知,大气平流层臭氧的大量消减会增加到达地球表面的紫外线辐射量。目前最严重的大气臭氧层损耗发生在南极地区,即著名的“南极臭氧空洞”现象。然而,最新的研究结果显示在北极上空也首次出现了臭氧空洞。这就导致北半球高纬度地区也即将面临强紫外线辐射的威胁^[26]。Phoenix 等^[60]的研究结果显示,高强度的紫外辐射导致欧洲越桔叶片变得更厚。Semerdjieva 等^[61]开展一系列试验研究的结果表明,长期 UV-B 辐射强度的提高使笃斯越桔叶子近轴面毛状体的密度显著增加,但是并没有影响其它物种叶片的形态。另外,UV-B 的处理提高了欧洲越桔的果实产量,但却并没有影响到欧洲越桔的物候和生殖学特性^[60,62]。另一方面,以往的研究结果显示高强度的 UV-B 辐射加速了红豆越桔叶片的萌发过程^[63]。同时,该研究还发现 UV-B 辐射的增加导致欧洲越桔叶片永久性的褪色,这主要是叶片中叶绿素含量的降低以及最大的稳态的叶绿素荧光减少而造成的,然而,在红豆越桔叶片中的叶绿素含量却没有明显的变化^[63]。事实上,以往的许多研究结果已经证实,欧洲越桔和红豆越桔在对抗高强度紫外线辐射方面有着截然不同的策略。欧洲越桔通常是利用整个叶片吸收紫外混合光,主要集中在含叶绿素的叶肉细胞;而红豆越桔主要是依靠增加叶片表皮细胞内的酚类化合物来应对紫外线辐射强度的增加^[64]。通常来讲,红豆越桔比欧洲越桔具有更强的紫外线耐受性^[60,63]。通过测定其抗氧化代谢活性发现,欧洲越桔对紫外线也具有一定抗性^[65],尽管秋季的 UV-B 辐射会明显降低其抗寒性^[66]。另外,UV-B 辐射的增加,还提高了红豆越桔对霜冻的敏感性^[67]。因此,基于以往的研究结果,假设在不同环境条件下的植物体在合成碳水化合

物抵抗低温还是产生色素抵抗紫外辐射之间有个转换。Taulavuori 等^[68]利用欧洲越桔和红豆越桔在试验田中进行的研究发现,随着紫外辐射的增加常绿灌木红豆越桔的抗寒性显著地降低。

综上所述,在目前全球变化的大背景下分布于北半球高纬度地区的欧洲越桔、红豆越桔和笃斯越桔 3 个越桔属主要物种似乎对各种不稳定的环境因素都具有一定的抗性。氮素在一个最佳的范围内增加可以提高其抗冻性。根据臭氧的抑制性试验,欧洲越桔和红豆越桔没有表现出伤害。就对高浓度 CO₂ 的耐受性而言,欧洲越桔似乎是优越于其它植物,特别是由于可能随之而来的增加抗旱性。欧洲越桔、红豆越桔 2 个种类物种的生长和覆盖明显得益于比较温暖的生长季节,但欧洲越桔对变暖的冬天更加敏感。笃斯越桔对增温很敏感,增温使其盖度、叶片面积和生物量都明显的增加。欧洲越桔受到更多来自变薄或缺乏雪的影响,这通常防止其在冬天结冰以及防止在春季萌发太早。雪盖的减少对红豆越桔的影响主要在于太阳光合辐射而不是低温因素。以往的研究发现,红豆越桔是比欧洲越桔更加耐紫外线胁迫的物种,特别是在耐寒性区域的红豆越桔似乎是一个对紫外辐射敏感的物种。

参考文献

- [1] IPCC. Climate change 2007: The physical science basis[R]. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007.
- [2] Havas P. The water economy of the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) under winter conditions[R]. Reports of the Kevo Subarctic Research Station, 1971, 8: 41-52.
- [3] Lang G A, Early J D, Martin G C, et al. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research[J]. Horticultural Science, 1987, 22: 371-377.
- [4] Taulavuori K, Laine K, Taulavuori E, et al. Accelerated dehardening in the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) induced by a small elevation in air temperature[J]. Environmental Pollution, 1997, 98: 91-95.
- [5] Taulavuori K, Taulavuori E, Laine K. Artificial deacclimation response of *Vaccinium myrtillus* (L.) in mid-winter[J]. Annals Botanici Fennici, 2002, 39: 143-147.
- [6] Martin M, Gavazov K, Körner C, et al. Reduced early growing season freezing resistance in alpine treeline plants under elevated atmospheric CO₂ [J]. Global Change Biology, 2010, 16: 1057-1070.
- [7] Rixen C, Dawes M A, Wipf S, et al. Evidence of enhanced freezing damage in treeline plants during six years of CO₂ enrichment and soil warming[J]. Oikos, 2012, 121: 1532-1543.
- [8] Bokhorst S, Bjerke J W, Street L E, et al. Impacts of multiple extreme winter warming events on sub-Arctic heathland: phenology, reproduction, growth, and CO₂ flux responses[J]. Global Change Biology, 2011, 17: 2817-2830.
- [9] Suzuki S, Kudo G. Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan[J]. Global Change Biology, 1997(3): 108-115.
- [10] Milbau A, Graae B J, Shevtsova A, et al. Effects of a warmer climate on seed germination in the subarctic[J]. Annals of Botany, 2009, 104: 287-296.

- [11] 王颖. 长白山林线交错带指示性植物群落对模拟增温的响应[D]. 长春: 东北师范大学, 2012.
- [12] 李亚东, 张治安, 吴林, 等. 红豆越桔光合作用特性的研究[J]. 园艺学报, 1995(23): 86-88.
- [13] Shevtsova A, Haukioja E, Ojala A. Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal[J]. Oikos, 1997, 78: 440-458.
- [14] Rinnan R, Stark S, Tolvanen A. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivore in a subarctic heath[J]. Journal of Ecology, 2009, 97: 788-899.
- [15] Suzuki S, Kudo G. Responses of alpine shrubs to simulated environmental change during three years in the mid-latitude mountain[J]. Northern Japan Ecography, 2000, 23: 553-564.
- [16] Suzuki S, Kudo G. Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan[J]. Global Change Biology, 1997(3): 108-115.
- [17] Dawes M A, Hagedorn F, Zumburn T, et al. Growth and community responses of alpine dwarf shrubs to *in situ* CO₂ enrichment and soil warming[J]. New Phytologist, 2011, 191: 806-818.
- [18] Hartley A E, Neill C, Melillo J M, et al. Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath[J]. Oikos, 1999, 86: 331-343.
- [19] Taulavuori E, Taulavuori K, Laine K, et al. Winter hardening and glutathione status in the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in response to trace gases (CO₂ and O₃) and nitrogen fertilization[J]. Physiologia Plantarum, 1997, 101: 192-198.
- [20] Rinnan R, Holopainen T. Ozone effects on the ultrastructure of peatland plants: Sphagnum mosses, *Vaccinium oxycoccus*, *Andromeda polifolia* and *Eriophorum vaginatum*[J]. Annals of Botany, 2004, 94: 623-634.
- [21] Taulavuori K, Taulavuori E, Niinimaa A, et al. Acceleration of frost hardening in *Vaccinium vitis-idaea* (L.) by nitrogen fertilization[J]. Oecologia, 2001, 127: 321-323.
- [22] Handa I T, Hagedorn F, Hättenschwiler S. No stimulation in root production in response to 4 years of *in situ* CO₂ enrichment at the Swiss treeline[J]. Functional Ecology, 2008, 22: 348-358.
- [23] Martin M, Gavazov K, Körner C, et al. Reduced early growing season freezing resistance in alpine treeline plants under elevated atmospheric CO₂[J]. Global Change Biology, 2010, 16: 1057-1070.
- [24] Gwynn-Jones D, Lee J A, Callaghan T V. Effects of enhanced UV-B radiation and elevated carbon dioxide concentrations on a sub-arctic forest heath ecosystem[J]. Plant Ecology, 1997, 128: 243-249.
- [25] Beerling D J. Long-term responses of boreal vegetation to global change: an experimental and modeling investigation[J]. Global Change Biology, 1999(5): 55-74.
- [26] ACIA. Arctic Climate Impact Assessment[M]. Cambridge University Press, 2005: 1042.
- [27] Llorens L, Penñuelas J, Emmett B. Developmental instability and gas exchange responses of a heathland shrub to experimental drought and warming[J]. International Journal of Plant Sciences, 2002(6): 959-967.
- [28] Taulavuori E, Tahkokorpi M, Laine K, et al. Drought tolerance of juvenile and mature leaves of deciduous dwarf shrub *Vaccinium myrtillus* L. in boreal environment[J]. Protoplasma, 2010, 241: 19-27.
- [29] Mooney H A, Ehleringer J R. Photosynthesis[M]. In: Crawley, M. J. (Ed.), Plant Ecology Blackwell Science, 1997: 1-27.
- [30] Beerling D J. Long-term responses of boreal vegetation to global change: an experimental and modeling investigation[J]. Global Change Biology, 1999(5): 55-74.
- [31] Mingeau M, Perrier C, Améglio T. Evidence of drought-sensitive periods from flowering to maturity on highbush blueberry[J]. Scientia Horticulturae, 2001, 89: 23-40.
- [32] Glass V M, Percival D C, Proctor J T A. Tolerance of lowbush blueberries (*Vaccinium angustifolium* Ait.) to drought stress. I. Soil water and yield component analysis[J]. Canadian Journal of Plant Science, 2005, 85: 911-917.
- [33] AMAP Assessment. Acidifying Pollutants, Arctic Haze, and Acidification in the Arctic[C]. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway, 2006: 112.
- [34] 魏海蓉, 孟艳玲, 孙阳, 等. 高温胁迫下外源 NO 对高灌蓝莓 PSII 光化学活性和抗氧化系统的影响[J]. 应用生态学报, 2010(21): 2529-2535.
- [35] Pakonen T, Laine K, Havas P, et al. Effects of berry production and blossoming on growth, carbohydrates and nitrogen compounds in *Vaccinium myrtillus*[J]. Acta Botanica Fennica, 1988, 136: 37-42.
- [36] Männi R. Declining lingonberry productivity as a result fertilizing pine wood heaths[J]. Aquilo, Serie Botanica, 1991, 31: 27-29.
- [37] Pietilä M, Lähdesmäki P, Pakonen T, et al. Effect of nitrogenous air pollutants on changes in protein spectra with the onset of winter in the leaves and shoots of the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) [J]. Environmental Pollution, 1990, 66: 113-116.
- [38] Lähdesmäki P. How do general metabolism and proteins respond to environmental factors[J]. Aquilo, Serie Botanica, 1990, 29: 39-43.
- [39] Lähdesmäki P, Pakonen T, Saari E, et al. Environmental factors affecting basic nitrogen metabolism and seasonal levels of various nitrogen fractions in tissues of bilberry, *Vaccinium myrtillus* [J]. Holarctic Ecology, 1990, 13: 19-30.
- [40] Lähdesmäki P, Pakonen T, Saari E, et al. Changes in total nitrogen, protein aminoacids and NH₄⁺ in tissues of bilberry, *Vaccinium myrtillus*, during growing season[J]. Holarctic Ecology, 1990, 13(1): 31-38.
- [41] Lähdesmäki P, Pakonen T, Saari E, et al. Biochemical follow-up of carbon and nitrogen allocation in tissues of the bilberry (*Vaccinium myrtillus*) [J]. Aquilo, Serie Botanica, 1993, 31: 1-4.
- [42] Christersson L. Frost hardiness development in *Pinus sylvestris* L. seedlings at different levels of potassium and calcium fertilization[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1975, 5: 738-740.
- [43] Puempel U B, Gaebl F, Tranquillini W. Growth, mycorrhizae and frost resistance of *Picea abies* following fertilization with different levels of nitrogen[J]. European Journal of Plant Pathology, 1975, 5: 83-97.
- [44] Aronsson A. Frost hardiness in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). II. Hardiness during winter and spring in young trees of different mineral status [M]. Studia Forestalia Suecica, 1980, 155: 1-27.
- [45] Hellergren J. Frost hardiness development in *Pinus sylvestris* seedlings in response to fertilization[J]. Physiologia Plantarum, 1981, 52: 297-301.
- [46] Friedland A J, Gregory R A, Kärenlampi L, et al. Winter damage to foliage as a factor in red spruce decline[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1984, 14: 963-965.
- [47] Nihlgård B. The ammonium hypothesis-an additional explanation to the forest dieback in Europe[J]. AMBIO, 1985, 14: 2-8.
- [48] Clement J M A M, De Boer M, Venema J H, et al. There is no direct relationship between N-status and frost hardiness in needles of NH₃-exposed Scots pine seedlings[J]. Phyton, 2001, 40: 21-33.
- [49] Sheppard L J, Rosengren U, Emmett B A. Do nitrogen additions change the sensitivity of detached shoots from Sitka and Norway spruce to freezing

temperatures? Evidence from three field manipulation studies[J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2003, 18: 487-498.

[50] Andivia E, Marquez-Garcia B, Vazquez-Pique J, et al. Autumn fertilization with nitrogen improves nutritional status, cold hardiness and the oxidative stress response of Holm oak (*Quercus ilex* ssp. *ballota* [Desf.] Samp) nursery seedlings[J]. Trees, 2012, 26: 393-404.

[51] Taulavuori K, Taulavuori E, Laine K. A review: frost survival of woody plants at high latitudes with special reference to global change[J]. Recent Research Developments in Biochemistry, 2003(4): 1017-1028.

[52] Taulavuori K, Bauer E, Taulavuori E. Overwintering stress of *Vaccinium vitis-idaea* in the absence of snow cover[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 72: 397-403.

[53] Tahkokorpi M, Taulavuori E, Taulavuori K, et al. After-effects of drought-related winter stress in previous and current year stems of *Vaccinium myrtillus* L. [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 85-93.

[54] Kreyling J, Haei M, Laudon H. Absence of snow cover reduces understory plant cover and alters plant community composition in boreal forests [J]. Oecologia, 2012, 168: 577-587.

[55] Rixen C, Schwoerer C, Wipf S. Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine dwarf shrub [J]. Polar Research, 2010, 29: 85-94.

[56] Saarinen T, Lundell R. Overwintering of *Vaccinium vitis-idaea* in two sub-Arctic microhabitats: a reciprocal transplantation experiment [J]. Polar Research, 2010, 29: 38-45.

[57] Lundell R, Saarinen T, Åström H, et al. The boreal dwarf shrub *Vaccinium vitis-idaea* retains its capacity for photosynthesis through the winter [J]. Botany, 2008, 86: 491-500.

[58] Lundell R, Saarinen T, Hänninen H. Effects of snowmelt on the spring-time photosynthesis of the evergreen dwarf shrub *Vaccinium vitis-idaea* [J]. Plant Ecology and Diversity, 2010(3): 121-130.

[59] Wipf S, Rixen C, Mulder C P H. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbor interactions in a subarctic tundra community [J]. Global Change Biology, 2006(12): 1496-1506.

[60] Phoenix G K, Gwynn-Jones D, Callaghan T V, et al. Effects of global change on a sub-arctic heath: Effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation [J]. Journal of Ecology, 2001, 89: 256-267.

[61] Semerdjieva S I, Phoenix G K, Hares D, et al. Surface morphology, leaf and cuticle thickness of four dwarf shrubs from a sub-Arctic heath following long-term exposure to enhanced levels of UV-B [J]. Physiologia Plantarum, 2003, 117: 289-294.

[62] Gwynn-Jones D, Lee J A, Callaghan T V. Effects of enhanced UV-B radiation and elevated carbon dioxide concentrations on a sub-arctic forest heath ecosystem [J]. Plant Ecology, 1997, 128: 243-249.

[63] Robakowski P. Impact of ultraviolet-B radiation on two species of forest dwarf shrubs: bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) [J]. Polish Journal of Ecology, 1999, 47: 3-13.

[64] Semerdjieva S I, Sheffield E, Phoenix G K, et al. Contrasting strategies for UV-B screening in sub-Arctic dwarf shrubs [J]. Plant, Cell and Environment, 2003, 26: 957-964.

[65] Taulavuori E, Bäckman M, Taulavuori K, et al. Long-term exposure to enhanced UV-B radiation in the sub-arctic does not cause oxidative stress in *Vaccinium myrtillus* [J]. New Phytologist, 1998, 140: 691-697.

[66] Taulavuori K, Taulavuori E, Laine K. UV-B and plant frost hardiness in the sub-arctic [J]. Arctic Antarctic and Alpine Research, 2005, 37: 102-106.

[67] Beerling D J, Terry A C, Mitchell P L, et al. Time to chill: effects of simulated global change on leaf ice nucleation temperatures of subarctic vegetation [J]. American Journal of Botany, 2001, 88: 628-633.

[68] Taulavuori K, Taulavuori E, Suokanerva H, et al. Decreased frost hardiness of *Vaccinium vitis-idaea* in response to UV-A radiation [J]. Physiologia Plantarum, 2012, 145: 516-526.

Effect of Global Change on the Species of *Vaccinium* in High Latitudes of the Northern Hemisphere

HUANG Lei¹, JIANG Guo-bin¹, WANG He-xin², LI Gen-zhu², JIN Hua¹, ZHENG Yun-pu²

(1. College of Environment and Resources, Dalian Nationalities University, Dalian, Liaoning 116600; 2. Institute of Modern Agricultural Research, Dalian University, Dalian, Liaoning 116622)

Abstract: *Vaccinium* is a genus of low shrub floor vegetation below forests, usually distributes in the boreal forest or tundra of the northern high latitudes. In order to predict the responses and adaptation of the *Vaccinium* to global change, this review summarized the current understanding of three important species (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium uliginosum*) of the shrub layer of boreal forests, and mainly focused on the impacts of climate warming, elevated CO₂ concentration, extremely drought, atmospheric nitrogen deposition, snow cover, and ultraviolet on the three species of *Vaccinium* for analyzing the physiological and ecological responses and adaptation strategies to global change.

Keywords: global change; *Vaccinium* plants; *V. myrtillus*; *V. vitis-idaea*; *V. uliginosum*; adaptation strategy