ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报
Acta Ecologica Sinica

第31卷 第17期 Vol.31 No.17 2011

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心 主办
科学出版社 出版

中国科学院科学出版基金资助出版

生 态 学 报

（SHENGTAI XUEBAO）

第 31 卷 第 17 期　　2011 年 9 月　（半月刊）

目　　次

海洋生态资本理论框架下海洋生物资源的存量评估…… 任大川，陈　尚，夏　涛，等（4805）
内生真菌对羽茅生长及光合特性的影响…… 贾　彤，任安芝，王　帅，等（4811）
基于遥感图像处理技术胡杨叶气孔密度的估算及其生态意义…… 荐圣淇，赵传燕，赵　阳，等（4818）
水文变异下的黄河流域生态流量…… 张　强，李剑锋，陈晓宏，等（4826）
黄河三角洲重度退化滨海湿地盐地碱蓬的生态修复效果…… 管　博，于君宝，陆兆华，等（4835）
浙江省某 PCBs 废物储存点对其邻近滩涂生态系统的毒性风险…… 何闪英，陈昆柏（4841）
鄱阳湖苔草湿地甲烷释放特征…… 胡启武，朱丽丽，幸瑞新，等（4851）
三峡库区银鱼生长特点及资源分析…… 邵晓阳，黎道峰，潭　路，等（4858）
低温应激对吉富罗非鱼血清生化指标及肝脏 HSP70 基因表达的影响 … 刘　波，王美垚，谢　骏，等（4866）
Cd^{2+} 对角突臂尾轮虫和曲腿龟甲轮虫的急性毒性和生命表统计学参数的影响 …… 许丹丹，席贻龙，马　杰，等（4874）
圈养梅花鹿 BDNF 基因多态性与日常行为性状的关联分析 …… 吕慎金，杨　燕，魏万红（4881）
华北平原玉米田生态系统光合作用特征及影响因素 …… 同小娟，李　俊，刘　渡（4889）
长期施肥对麦田大型土壤动物群落结构的影响 …… 谷艳芳，张　莉，丁圣彦，等（4900）
蚯蚓对湿地植物光合特性及净化污水能力的影响…… 徐德福，李映雪，王让会，等（4907）
三种农药对红裸须摇蚊毒力和羧酸酯酶活性的影响 …… 方国飞（4914）
六星黑点豹蠹蛾成虫生殖行为特征与性趋向…… 刘金龙，宗世祥，张金桐，等（4919）
除草剂胁迫对空心莲子草叶甲种群的影响及应对策略…… 刘雨芳，彭梅芳，王成超，等（4928）
荒漠植物准噶尔无叶豆结实、结籽格局及其生态适应意义 …… 施　翔，王建成，张道远，等（4935）
限水灌溉冬小麦冠层氮分布与转运特征及其对供氮的响应…… 蒿宝珍，姜丽娜，方保停，等（4941）
准噶尔盆地梭梭、白梭梭植物构型特征 …… 王丽娟，孙栋元，赵成义，等（4952）
基于地表温度-植被指数关系的地表温度降尺度方法研究 …… 聂建亮，武建军，杨　曦，等（4961）
岩溶区不同植被类型下的土壤氮同位素分异特征 …… 汪智军，梁　轩，贺秋芳，等（4970）
施氮量对麻疯树幼苗生长及叶片光合特性的影响 …… 尹　丽，胡庭兴，刘永安，等（4977）
黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征季节变化 …… 王凯博，上官周平（4985）
克隆整合提高淹水胁迫下狗牙根根部的活性氧清除能力…… 李兆佳，喻　杰，樊大勇，等（4992）
低覆盖度固沙林的乔木分布格局与防风效果…… 杨文斌，董慧龙，卢　琦，等（5000）
东灵山林区不同森林植被水源涵养功能评价…… 莫　菲，李叙勇，贺淑霞，等（5009）
11 种温带树种粗木质残体分解初期结构性成分和呼吸速率的变化 …… 张利敏，王传宽，唐　艳（5017）
连栽第 1 和第 2 代杉木人工林养分循环的比较…… 田大伦，沈　燕，康文星，等（5025）
最优化设计连续的自然保护区 …… 王宜成（5033）
基于自然地理特征的长江口水域分区…… 刘录三，郑丙辉，孟　伟，等（5042）
煤电一体化开发对锡林郭勒盟环境经济的影响…… 吴　迪，代方舟，严　岩，等（5055）

专论与综述

生态条件的多样性变化对蜜蜂生存的影响…… 侯春生，张学锋（5061）

研究简报

胶州湾潮间带大型底栖动物次级生产力的时空变化…… 张崇良，徐宾铎，任一平，等（5071）
湿地公园研究体系构建…… 王立龙，陆　林（5081）
基于生态足迹的半干旱草原区生态承载力与可持续发展研究——以内蒙古锡林郭勒盟为例…… 杨　艳，牛建明，张　庆，等（5096）

学术信息与动态

恢复与重建自然与文化的和谐——2011 生态恢复学会国际会议简介 … 彭少麟，陈蕾伊，侯玉平，等（5105）

期刊基本参数：CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 302 * zh * P * ￥70.00 * 1510 * 37 * 2011-09

封面图说：相当数量的降雪与低温严寒是冰川发育的主要因素，地球上的冰川除南北两极外，只有在高海拔的寒冷山地才能存在。喜马拉雅山造山运动使中国成为了世界上中低纬度冰川最为发育的国家，喜马拉雅山地区雪峰连绵、冰川四溢，共有现代冰川 17000 多条，是世界冰川发育的中心之一。

彩图提供：陈建伟教授　国家林业局　E-mail：cites.chenjw@163.com

李兆佳, 喻杰, 樊大勇, 谢宗强, 熊高明, 张想英. 克隆整合提高淹水胁迫下狗牙根根部的活性氧清除能力. 生态学报, 2011, 31(17): 4992-4999.
Li Z J, Yu J, Fan D Y, Xie Z Q, Xiong G M, Zhang X Y. Clonal integration enhances the ability to scavenge reactive oxygen species in root of *Cynodon dactylon* subjected to submergence. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(17): 4992-4999.

克隆整合提高淹水胁迫下狗牙根根部的活性氧清除能力

李兆佳[1,2], 喻 杰[3], 樊大勇[1], 谢宗强[1,*], 熊高明[1], 张想英[1,2]

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;
3. 神农架国家级自然保护区管理局, 湖北 442421)

摘要: 虽然国内外已开展大量关于克隆整合影响植物抗逆生理的研究, 但迄今未见克隆整合是否会影响逆境下不同分株清除活性氧过程的报道。以河岸带适生克隆植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)为例, 研究克隆植物的抗氧化生理响应, 检测了狗牙根在先端淹水/不淹水、先端与基端匍匐茎连接/切断两个因素的交互作用下的根部主要抗氧化酶: 超氧化岐化酶(Superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)的活力以及生物量的变化。结果显示, 淹水环境中狗牙根先端的生物量和根部 SOD 酶活力在匍匐茎连接处理下显著高于切断处理组, 同一处理的生物量以及根部 APX、CAT 酶活力总体上表现出不同程度的提高趋势; 与受淹先端连接的基端分株根部抗氧化酶活力均低于切断处理组, 且 SOD 和 CAT 受连接处理影响显著; 淹水和切断处理显著降低先端分株的生物量, 但对基端和克隆片段影响不明显。这表明淹水胁迫下克隆整合提高了其根部活性氧清除能力, 显著改善了先端分株的表现。

关键词: 克隆整合; 茎切断; 淹水胁迫; SOD

Clonal integration enhances the ability to scavenge reactive oxygen species in root of *Cynodon dactylon* subjected to submergence

LI Zhaojia[1,2], YU Jie[3], FAN Dayong[1], XIE Zongqiang[1,*], XIONG Gaoming[1], ZHANG Xiangying[1,2]

1 *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100093, *China*

2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

3 *Administration of Shen Nong Jia National Nature Reserve, Hubei* 442421, *China*

Abstract: Clonal integration, allowing resource to be shared between ramets, is a unique biological characteristic for clonal plants. Ramets of stoloniferous and rhizomatous species internally translocate resources from sites of high supply to sites of high demand *via* physical connections among them, resulting in enhanced performance of ramets and/or ramet system under environmental stresses. On the other hand, environmental stresses always induce accumulation of reactive oxygen species (ROS), which attack membrane integration, deactivate protein function and subsequently interrupt normal metabolism process. Although there is a large body of knowledge on how clonal integration improves the performance of clonal plants, its effect on the activity of enzymes responsible for scavenging ROS, remains unknown. Here we investigated the influence of clonal integration on ROS of *Cynodon dactylon*, a stoloniferous clonal herb commonly found in riparian areas of reservoirs, subjected to waterlogging stress. Clonal fragments with 4 ramets were placed in pots divided into 2 chambers. The 2 apical (relatively younger) ramets of each fragment were submerged in water at depth of 0 (control) or 15 cm, with the stolons

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2007CB108900); 国家水专项课题(2009ZX07104-003-05); 中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-07)

收稿日期: 2010-07-30; **修订日期**: 2010-11-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xie@ibcas.ac.cn

connecting to the basal (relatively older) ramets under normal condition either severed (preventing clonal integration) or not (allowing integration). The activities of superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX) and catalase (CAT) from root tissue of apical and basal ramets of *C. dactylon* were measured. Meanwhile, the biomass of apical and basal ramets after 20 days' treatments was also measured to investigate whether clonal integration executed "enhancing effect" on performance of *C. dactylon*. Compared to 41.4% reduction of apical biomass under connection and waterlogging treatment, severing significantly decreased apical biomass by 58.8% under waterlogging stress, suggesting that clonal integration could improved the performance of apical ramets of *C. dactylon*. However, such effect was not found in terms of basal biomass. Under waterlogging stress, physical connection greatly increased root SOD activity of apical ramets up to control level, while disconnection significantly decreased it to 41.7% of the value of the control treatment. Furthermore, disconnection combined with waterlogging treatment also drops root APX and CAT activity of apical ramets to some extents. On the other hand for basal ramets, physical connection induced significant reduction of root SOD and CAT activities to 35.8% and 51.3% of the control level under waterlogging stress. These results illuminated that clonal integration could ameliorate the balance between regeneration and scavenging of reactive oxygen species under waterlogging stress imposed to apical ramets, which probably was one of the key biochemical processes responsible for the enhanced performance of clone plants. To our knowledge, this is the first report that clonal integration affects the activities of SOD, APX, and CAT, the three key enzymes responsible for scavenging reactive oxygen species which would commonly accumulate and subsequently interrupt plants' normal metabolism under environmental stresses. Therefore, we suggested that clonal integration could not only adjust anatomic/structural/physiological processes, but also ameliorate the balance between regeneration and scavenging of reactive oxygen species, to improve the performance of stressed ramets. Furthermore, we also thought that resource transport between apical and basal ramets was the main mechanism attributed to the variation of ROS scavenging enzyme activity.

Key Words: clonal integration; stolon severing; submergence; SOD

克隆整合是克隆植物生长的独特生物学特点之一[1]。克隆植物通过表型可塑性的调节来实现其对资源的"觅食"行为,即在未受环境胁迫斑块内,通过分配生物量和调节相应的形态指标来提高其获取富裕资源的能力,这种现象被称作"克隆分工"[2]。大量研究表明克隆植物的生物学特性有助于处于逆境胁迫下的分株存活和生长[3-5]。在胁迫条件下,植物细胞内新陈代谢平衡状态受干扰,活性氧大量产生和积累[6],导致氧化胁迫,进而影响植物生存与生长。尽管国内外已开展了大量研究,探讨克隆整合对植物抵御逆境能力的影响[4, 7-8],但关注克隆整合影响植物抵御淹水的研究较少[9],且未见从氧化胁迫角度分析克隆整合影响克隆植物抗逆的生物学机理方面的报道。

长期淹水胁迫常见于河岸带、消落区和湿生生态环境。长期淹水诱导的低氧胁迫(Hypoxia stress)使植物体内活性氧含量提高[10],且细胞中会发生一系列变化:(1)能荷状态(Adenylate energy charge)降低,ATP 相对含量下降;(2)细胞质酸化;(3)代谢从正常的氧化磷酸化转到发酵途径;(4)细胞质 Ca^{2+}浓度提高;(5)还原势增加;(6)膜透性增加[11],这些因子均可能诱导活性氧的产生。在长期淹水胁迫下,植物地下部分在没有产生气生根、通流(through-flow)等通气组织的情况下[12],活性氧主要通过酶促方式而不是离子介导的物理化学反应产生。这是因为根际的氧气浓度非常低,根细胞活性氧产生的主要部位是线粒体基质电子传递链的 Complex I、泛醌、Complex III 等部位,在高还原势、NAD(P)H/NAD(P)$^+$循环不畅时,电子饱和的线粒体电子传递链在这 3 个部位电子泄漏到氧分子进而产生活性氧[11, 13]。此外,高 NAD(P)H 条件下活性氧也可在过氧化物酶体的电子传递链以及通过黄嘌呤氧化酶催化产生[14]。氧化胁迫下,植物细胞发展了一系列活性氧清除机制以调控活性氧浓度,其中超氧化歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)被认为是 3 个清除活性氧的关键酶[15]。SOD 分布于所有细胞器内,对第 1 个产生的活性氧自由基种类——超

氧阴离子自由基($O_2^{\cdot -}$)具有高效的清除功能[16];CAT 分布于过氧化小体内,将 SOD 催化的产物 H_2O_2进一步裂解为H_2O和 O_2;APX 也具有裂解H_2O_2的功能,所不同的是 APX 对H_2O_2亲和性很高,并且与依赖 NAD(P)H 的抗坏血酸再生循环相耦联[17]。

多年生草本植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)具有克隆生长习性,是河岸带常见适生植物之一,生长期内常遭受间歇性淹水胁迫。研究表明,狗牙根通过提高与活性氧清除有关的酶的活性以及控制糖代谢来抵御完全淹水胁迫[18],但该研究未考虑部分分株淹水胁迫下克隆整合在抵御胁迫中的作用。考虑到未淹水分株可以通过连接的匍匐茎输送碳水化合物、水分和矿质营养给受淹分株,从而增加低氧胁迫下呼吸作用底物,提高缺氧胁迫下细胞的新陈代谢水平,因此可以假设:克隆整合将影响受淹分株的 SOD、CAT、APX 酶活性,从而有利于细胞内活性氧浓度平衡的维持,并进一步有利于其生存。

1 材料与方法

1.1 实验地点

地点位于重庆忠县石宝镇东经 108°11′,北纬 30°25′,海拔 215 m,属暖湿亚热带山地气候,温热寒凉,四季分明,雨量充沛,日照充足。实验期间花盆放置于该实验地,平均气温为 26.9℃,平均相对湿度为 85.9%(HOBO,ONSET H08-031-08,USA)。

1.2 实验材料

狗牙根,*C. dactylon* (L.) Pars,禾本科,多年生,具根状茎或匍匐茎,节间长短不等。秆平卧部分长达 1m,并于节上生根及分枝。叶舌短小,具小纤毛;叶片条形,宽 1—3 mm。穗状花序 3—6 枚指状排列于茎顶;小穗排列于穗轴的一侧,长 2—2.5 mm,含 1 小花,颖近等长,长 1.5—2 mm,1 脉成脊,短于外稃;外稃具 3 脉[19]。

1.3 实验设计

针对狗牙根先端分株淹水与否、先端与基端分株间匍匐茎切断与否,采用二因素二水平完全随机设计,4 个处理分别为:茎切断先端不淹水、茎连接先端不淹水、茎切断先端淹水、茎连接先端淹水。每种处理 3—4 个重复。操作细节参见张想英等[20]。

1.4 取样及生物量测定

处理开始于 2009 年 8 月 1 日,结束于 2009 年 8 月 21 日。期间每周浇 1 次水,浇至未淹端土壤湿透为宜,保持淹水端淹水深度不变。淹水结束后,分别调查先端分株(水端)和基端分株(土端)生物量(68℃下烘干至少 48h 后称重)。

1.5 根系取样与粗酶提取

取样时,小心把植株和栽培土从塑料桶中取出,轻柔洗净根上的土,并用蒸馏水冲洗 3 遍。从先端和基端各称取根系 0.2—0.3g,立即置于液氮中急冻,并于-70℃下保存,用于酶活力检测。酶提取与活力检测方法在 Jiang 和 Zhang[21]基础上作修改:在预冷的研钵中放入剪碎的根系样本,加入液氮,将样本研磨至粉末,加入适量粗酶提取液,匀浆液 4℃下以×15000g 离心 20min,上清液为粗酶液。

1.6 SOD(EC 1.15.1.1)活力检测

在盛有 3mL SOD 反应混合液(预热至 25℃)的试管中,加入 100μL 粗酶液。终浓度分别为 50 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH7.8),13 mmol/L 甲硫氨酸,75 μmol/L NBT,2 μmol/L 核黄素,0.1 mmol/L EDTA。混合后放在单排透明试管架上,在光照培养箱(25℃,12000lx)内照光 10min,迅速测定 OD_{560}。以加粗酶液但不照光的反应液为空白、蒸馏水代替粗酶液的照光管做对照。以抑制 50% 反应的酶量为一个 SOD 酶活力单位。

1.7 APX(EC 1.11.1.11)活力检测

2.5mL APX 反应混合液(预热至 20℃)中依次加入 100μL 粗酶液、0.4mL H_2O_2稀释液(预热至 20℃)。终浓度分别为 50mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH7.0),0.1mmol/L EDTA-Na2,0.03mmol/L AsA,0.06mmol/L H_2O_2。加入H_2O_2后立即测定 0—5min 内的 OD_{290}值变化,每 30s 记录 1 次读数,计算单位时间内 AsA 减少量

(AsA 比吸光系数 2.8mmol/L/cm)并计算酶活性(1 个酶活定义为 1U=1μmol AsA/s 减少量)。蒸馏水作空白,对照用蒸馏水代替酶液。

1.8　CAT(EC 1.11.1.6)活力检测

2.8mL 反应液(预热至 20℃)中加入 200μL 粗酶液,终浓度分别为 50 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH7.0),10 mmol/L H_2O_2。混合后立即测定 0—2min 内的 OD240 值变化,每 30s 记录 1 次读数,计算单位时间内H_2O_2减少量(H_2O_2比吸光系数 39.4 mmol/L/cm)及酶活性(1 个酶活定义为 1U=1μmol H_2O_2/s 减少量)。蒸馏水作空白,对照用蒸馏水代替酶液。

1.9　统计分析方法

数据的统计分析使用 SPSS 13.0,采用双因素方差分析匍匐茎连接或切断和不同淹水处理对生物量的影响,用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较同一指标不同处理之间的差异显著性。

2　结果

2.1　先端分株的表现

匍匐茎切断处理($P=0.001$)与淹水胁迫($P<0.001$)下显著降低了狗牙根先端分株的生物量(图 1),其直接原因是胁迫导致先端分株数量下降,两种处理之间无明显交互作用。淹水胁迫下,连接处理组生物量下降 41.4%,切断处理组下降 58.8%,因此克隆整合(与基端分株相连)在一定程度上缓解了植株在生长上所受的负面影响。

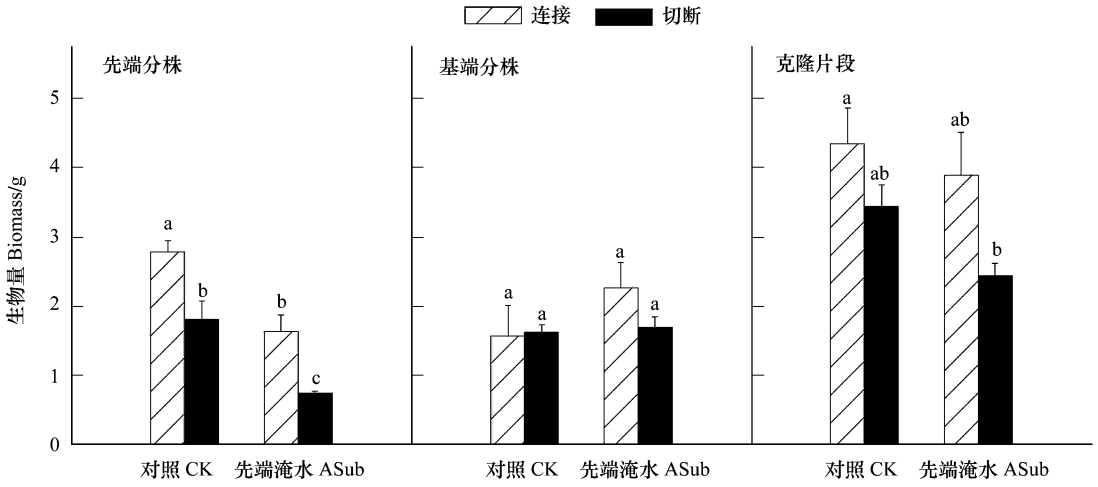

图 1　匍匐茎连接或切断的狗牙根先端分株、基端分株和整个克隆片段在不同淹水处理下的生物量

Fig. 1　Biomass of the apical, basal and clonal fragments of *C. dactylon*, with the apical parts non-submerged (CK) or submerged (ASub), connected or disconnected from the basal parts growingunder normal condition

淹水胁迫条件下,切断处理组根部 SOD 酶活力显著下降 58.3%,但在连接处理中其活力几乎不受淹水影响(图 2)。亦即克隆整合作用下,受胁迫分株的 SOD 酶活力与对照持平,若消除整合作用,酶活力则大幅降低。胁迫作用下 APX 与 CAT 活力均下降,与切断处理相比,匍匐茎连接在一定程度上减缓了这种影响,但两种情况下差异均不显著(图 2)。这说明克隆整合有利于分株在胁迫环境下维持正常的生理状态。

2.2　基端分株的表现

基端分株各酶活力在生理整合作用下全部低于对照。与切断处理相比,匍匐茎连接的基端根部 SOD、CAT、APX 酶活性在淹水胁迫下均不同程度下降,且连接处理对 SOD 和 CAT 活力影响显著,下降幅度分别为 64.2%,58.7%;而切断处理的基端各酶活力基本没有不同(图 2)。此外,各处理间的基端生物量亦无显著差异。这表明作用于先端分株的胁迫处理通过匍匐茎影响正了常环境中基端分株的活性氧清除过程,但与先端分株的情况不同,这种影响并未波及分株生长。

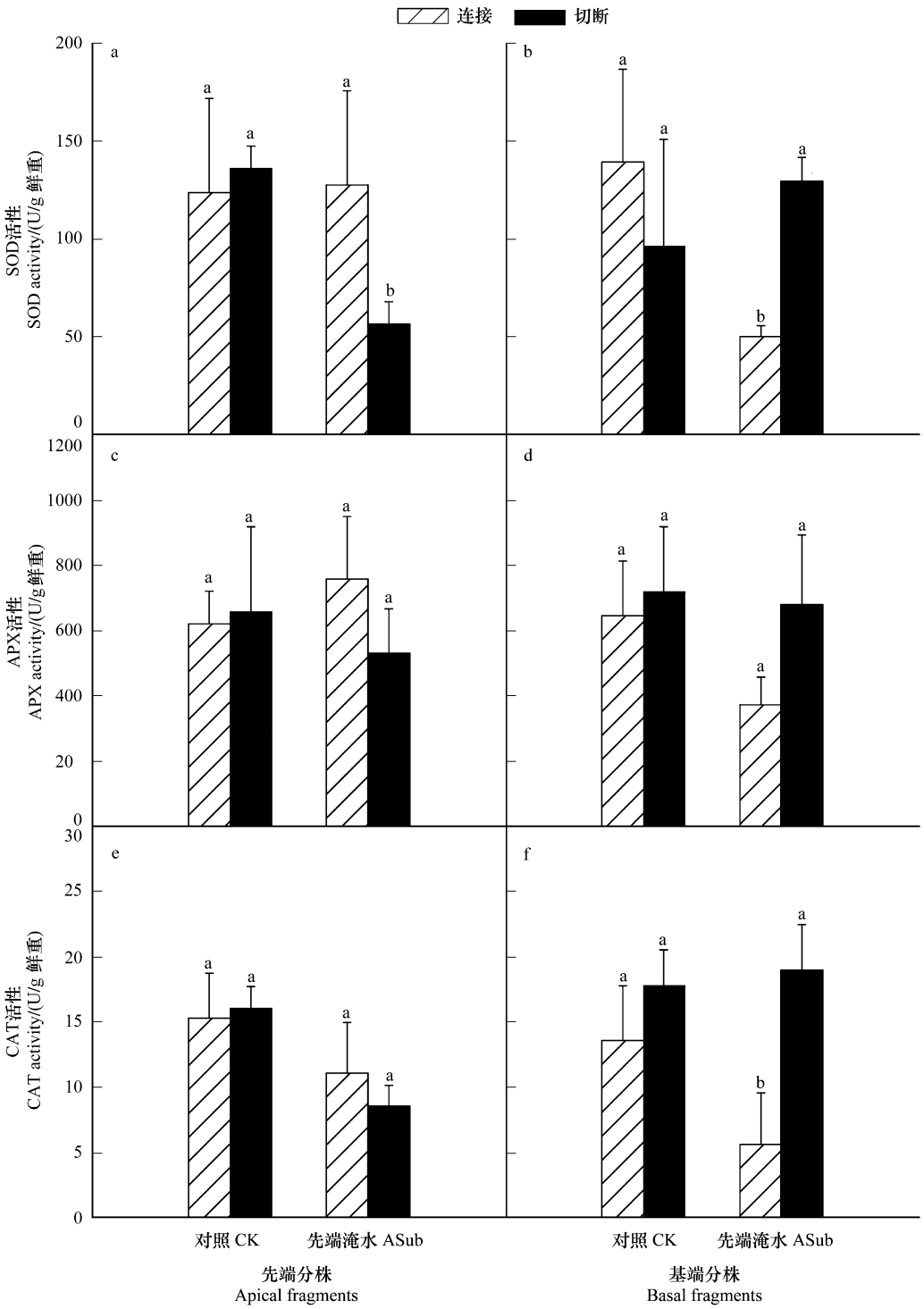

图 2 匍匐茎连接或切断的狗牙根先端分株和基端分株在不同淹水处理下的 SOD、APX、CAT 酶活力

Fig. 2 Activities of SOD, APX and CAT from root tissues of the apical and basal fragments of *C. dactylon*, with the apical parts non-submerged (CK) or submerged (ASub), connected or disconnected from the basal parts growing under normal condition

2.3 克隆整体的表现

克隆片段整体的表现与克隆基端相似,生物量在淹水条件下呈现下降趋势,但差异不显著(图 1)。

3　讨论

3.1　克隆整合显著改善淹水胁迫下先端分株的表现

大量研究证据表明克隆整合有助于逆境胁迫下的克隆分株减缓胁迫作用对其生长的负面影响[4, 22]。本实验中,无论是否与基端相连,淹水处理均显著降低狗牙根先端分株的生长,其中连接处理组下降幅度较小,即连接处理的狗牙根先端分株生长显著高于切断处理(图 1)。这说明克隆整合有利于部分淹水逆境下受胁迫分株的存活和生长。此外,连接处理的基端分株生长并未受淹水胁迫的显著影响,表明资源输出没有降低供体分株的生长,这与一些研究结果相似[4,20,23]。造成这个现象的可能原因有二:一是输出富余资源对供体分株的生长影响不显著[24],二是受胁先端对大量同化物的需求刺激基端分株补偿生长[23, 25]。本实验中克隆片段的生长并未受克隆整合影响,但张想英等[20]对狗牙根先端淹水处理 30d 后显示克隆整合提高了克隆片段的生长,造成差异的主要原因可能是实验处理时间不同:本文实验处理时间较短,因此克隆整合引起的先端分株生长差异未能在克隆片段水平显著体现。

3.2　克隆整合显著影响 SOD 的酶活性,这可能与碳水化合物在分株间的输送有关

相比于切断处理的对照,长期淹水胁迫下切断处理分株根的 SOD、CAT 和 APX 酶活性都出现不同程度下降(图 2),其中 SOD 酶活性下降显著。这与一些文献结果相同,如 Yan 等[10]研究发现淹水胁迫 7d 的玉米叶片的 SOD 和 APX 酶活性下降,但 SOD 含量上升;淹水导致耐淹植物水稻幼苗的 SOD、CAT、APX 酶活只有对照的 10%—30%[26-27],并且其下降程度与淹水处理时间相关[28];淹水同样也导致不耐淹植物大麦叶片的 SOD 酶活性下降,但 CAT 和 APX 的活性升高[29];淹水导致不耐淹植物小麦根 SOD 酶活性的下降[30]。但本研究结果也与其他一些文献研究结果相反,造成这种差异的原因可能与植物的耐淹性[31]、淹水时间长短[32-33]、取样部位(叶、茎、根)[34]、胁迫条件(半淹/全淹、低氧/无氧)[35]、以及预处理过程中样品常温下的滞留时间[36]相关。

在本实验条件下(长期淹水处理、根样品无叶绿体、快速提取样品),SOD 酶活性的显著下降可能与H_2O_2积累相关。淹水胁迫导致的H_2O_2积累是一个普遍现象[29, 33, 35],并且高浓度的H_2O_2直接抑制 SOD 酶活性[32, 37]。H_2O_2的积累可能与(1)其消除机制受抑;(2)其产生机制受到促进有关[38]。研究中H_2O_2是由于清除不及时而导致积累:(1)实验观察和前期研究结果都没有发现狗牙根在淹水胁迫下明显产生不定根,因此根际氧气浓度没有提高;(2)低氧气浓度下H_2O_2的裂解主要是酶促反应[38];(3)裂解H_2O_2的关键酶 APX、CAT 的活性出现不同程度下降(图 2)。当然,除 SOD 外还有其他一些酶也能催化产生H_2O_2,比如:脂(肪)氧合酶、质膜 NADPH 氧化酶、黄嘌呤氧化酶、胺氧化酶等[39],因此不能完全排除第二种可能性。

一旦受淹水胁迫的先端分株连接上未受淹水胁迫的基端分株,其根 SOD 酶活性显著上升,并且 APX 和 CAT 活性也有不同程度上升(图 2)。有多种生化机制可以解释连接处理组淹水逆境分株根 SOD 酶活性上升的现象。其中一种可能的原因是产生的H_2O_2得到有效清除,SOD 酶活性因H_2O_2抑制解除而上升。同时,除 CAT 以外的其他清除H_2O_2的关键酶如 APX、GPX(谷胱甘肽过氧化物酶)、MDAR(单脱氢抗坏血酸还原酶)的酶促过程以及抗氧化物的再生[13]都与 NAD(P)H 的再生能力相关。好氧生物体内主要通过氧化降解葡萄糖再生 NAD(P)H,即 NAD(P)H 的再生能力大小与碳水化合物库(也即葡萄糖)尺寸相关。淹水胁迫导致呼吸作用底物库的逐渐耗尽,因此 $NAD(P)^+$/NAD(P)H 循环严重受限。连接条件下受淹胁迫分株可能得到基端分株的碳同化物的支持(图 1),因此 $NAD(P)^+$/NAD(P)H 的再生循环运转得到很大改善,导致清除H_2O_2过程顺畅,从而也显著提高了 SOD 酶活性。当然,无论生化机制如何,本研究结果表明了克隆整合显著提高了受淹分株清除氧自由基的能力。

淹水胁迫下分株相连的基端分株根部的 SOD 与 CAT 酶活性显著下降(并且 APX 活性也有一定程度下降)(图 2),这可能与根细胞内 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2含量下降相关。已有研究报道,在土壤营养异质斑块生长的克隆植物可以提高其在营养较好斑块的根冠比,同时也增强其对营养的主动吸收能力[40-41]。假设本实验中克隆整合增强了非胁迫条件下狗牙根根系对营养的主动吸收能力,而这种主动吸收能力的提高与根的新陈代谢水平

的提高相关,将导致 ATP 和 NAD(P)H 循环加快,从而使线粒体将更多电子传递给末端氧化酶以形成更高的质子梯度(产生 ATP),而其电子在 Complex Ⅰ、泛醌、Complex Ⅲ处泄漏给 O_2的几率降低,从而降低了 $O_2^{\cdot-}$、H_2O_2的积累,诱导了低活性的 SOD、APX 和 CAT。

4 展望

本研究结果表明克隆整合有助于处在淹水逆境下的狗牙根分株的生长,并且提高了清除活性氧的 3 个关键酶(SOD、CAT、APX)的活性,有助于降低活性氧对正常生理过程的负面影响。然而除了抗氧化酶以外,低分子抗氧化剂在调节活性氧平衡方面具有重要作用[42],克隆整合对其库大小、还原态/氧化态比值的影响以及与此相关的克隆整合信号传导途径都仍未清楚;此外,地上部分的叶片由于同时含有叶绿体和线粒体,克隆整合对其抵御氧化胁迫的影响可能与根部不同。本文是关于克隆整合影响植物活性氧清除的首次报道,在阐明克隆整合增益效应的生物学机制中具有一定理论意义。

致谢:中国科学院植物研究所张守仁研究员对本文写作给予帮助,重庆大学基因工程研究中心夏玉仙教授、李正国教授、曾德玉老师提供检测设备支持。

References:

[1] De Kroon H, van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: xii+453.

[2] Alpert P, Stuefer J F. Division of labour in clonal plants // De Kroon H, van Groenendael J, eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backhuys Publishers, 1997: 137-154.

[3] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. Plant Ecology, 1999, 141(1/2): 53-58.

[4] Yu F H, Dong M, Krüsi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. New Phytologist, 2004, 162(3): 697-704.

[5] Březina S, Koubek T, Münzbergová Z, Herben T. Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigejos* ramets under field conditions. Flora, 2006, 201(6): 461-467.

[6] Polle A. Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. Plant Physiology, 2001, 126(1): 445-462.

[7] Stuefer J F, De Kroon H, During H J. Exploitation of environmental hetergeneity by spatial division of labor in a clonal plant. Functional Ecology, 1996, 10(3): 328-334.

[8] He Z S, He W M, Yu F H, Shi P L, Zhang X Z, He Y T, Zhong Z M, Dong M. Do clonal growth form and habitat origin affect resource-induced plasticity in Tibetan alpine herbs? Flora, 2007, 202(5): 408-416.

[9] Wang N, Yu F H, Li P X, He W M, Liu J, Yu G L, Song Y B, Dong M. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments of the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*. Plant Biology, 2009, 11(3): 483-489.

[10] Yan B, Dai Q J, Liu X Z, Huang S B, Wang Z X. Flooding-induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. Plant and Soil, 1996, 179(2): 261-268.

[11] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. Annals of Botany, 2003, 91(2): 179-194.

[12] Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(1): 17-36.

[13] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405-410.

[14] del Río L A, Sandalio L M, Palma J M, Bueno P, Corpas F J. Metabolism of oxygen radicals in peroxisomes and cellular implications. Free Radical Biology and Medicine, 1992, 13(5): 557-580.

[15] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55(1): 373-399.

[16] Bowler C, van Montagu M, Inzé D. Superoxide-dismutase and stress tolerance. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43(1): 83-116.

[17] May M J, Vernoux T, Leaver C, van Montagu M, Inzé D. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(321): 649-667.

[18] Tan S D, Zhu M Y, Zhang Q F. Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to submergence. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(1): 133-140.

[19] Sun B X, Hu Z H. Cynodon dactylon (L.) Pars//Chen S L, ed. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press, 1990, 10(1): 82-85.

[20] Zhang X Y, Fan D Y, Xie Z Q, Xiong G M, Li Z J. Clonal integration enhances performance of *Cynodon dactylon* subjected to submergence. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(9): 1075-1083.

[21] Jiang M Y, Zhang J H. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(379): 2401-2410.

[22] Alpert P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. Plant Ecology, 1999, 141(1/2): 99-106.

[23] Xiao K Y, Yu D, Xu X W, Xiong W. Benefits of clonal integration between interconnected ramets of *Vallisneria spiralis* in heterogeneous light environments. Aquatic Botany, 2007, 86(1): 76-82.

[24] van Kleunen M, Stuefer J F. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. Oikos, 1999, 85(1): 135-145.

[25] Janeček S, Kantorová J, Bartoš M, Klimešová J. Integration in the clonal plant *Eriophorum angustifolium*: an experiment with a three-member-clonal system in a patchy environment. Evolutionary Ecology, 2008, 22(3): 325-336.

[26] Ushimaru T, Kanematsu S, Shibasaka M, Tsuji H. Effect of hypoxia on the antioxidative enzymes in aerobically grown rice (*Oryza sativa*) seedlings. Physiologia Plantarum, 1999, 107(2): 181-187.

[27] Ushimaru T, Shibasaka M, Tsuji H. Development of the O_2^--detoxification system during adaptation to air of submerged rice seedlings. Plant and Cell Physiology, 1992, 33(8): 1065-1071.

[28] Monk L S, Fagerstedt K V, Crawford R M M. Oxygen-toxicity and superoxide-dismutase as an antioxidant in physiological stress. Physiologia Plantarum, 1989, 76(3): 456-459.

[29] Yordanova R Y, Christov K N, Popova L P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51(2): 93-101.

[30] Chirkova T V, Novitskaya L O, Blokhina O B. Lipid peroxidation and antioxidant systems under anoxia in plants differing in their tolerance to oxygen deficiency. Russian Journal of Plant Physiology, 1998, 45(1): 55-62.

[31] Monk L S, Fagerstedt K V, Crawford R M M. Superoxide dismutase as an anaerobic polypeptide: a key factor in recovery from oxygen deprivation in *Iris pseudacorus*?. Plant Physiology, 1987, 85(4): 1016-1020.

[32] Hossain Z, López-Climent M F, Arbona V, Pérez-Clemente R M, Gómez-Cadenas A. Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(13): 1391-1404.

[33] Bai T H, Li C Y, Ma F W, Feng F J, Shu H R. Responses of growth and antioxidant system to root-zone hypoxia stress in two *Malus* species. Plant and Soil, 2010, 327(1/2): 95-105.

[34] Arbona V, Hossain Z, López-Climent M F, Pérez-Clemente R M, Gómez-Cadenas A. Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. Physiologia Plantarum, 2008, 132(4): 452-466.

[35] Biemelt S, Keetman U, Mock H P, Grimm B. Expression and activity of isoenzymes of superoxide dismutase in wheat roots in response to hypoxia and anoxia. Plant, Cell and Environment, 2000, 23(2): 135-144.

[36] Crawford R M M, Walton J C, Wollenweber-Ratzer B. Similarities between postischemic injury to animal-tissues and postanoxic injury in plants. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B: Biological Sciences, 1994, 102B: 325-332.

[37] Alscher R G, Erturk N, Heath L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(372): 1331-1341.

[38] Blokhina O B, Chirkova T V, Fagerstedt K V. Anoxic stress leads to hydrogen peroxide formation in plant cells. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(359): 1179-1190.

[39] Blokhina O, Fagerstedt K V. Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. Plant Physiology and Biochemistry (Paris), 2010, 48(5): 359-373.

[40] Chu Y, Yu F H, Dong M. Clonal plasticity in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the stoloniferous herb *Glechoma longituba* L. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(4): 400-408.

[41] Yu F H, Dong M, Zhang C Y. Intraclonal resource sharing and functional specialization of ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(4): 468-473.

[42] Noctor G, Foyer C H. Ascorbate and gultathione: keeping active oxygen under control. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1998, 49(1): 249-279.

参考文献:

[19] 孙必兴, 胡志浩. 狗牙根 // 陈守良. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1990, 10(1): 82-85.

[20] 张想英, 樊大勇, 谢宗强, 熊高明, 李兆佳. 克隆整合有助于狗牙根抵御水淹. 植物生态学报, 2010, 34(9): 1075-1083

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 17 September, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Marine ecological capital: valuation of standing stock of marine living resources ····· REN Dachuan, CHEN Shang, XIA Tao, et al (4805)
Effect of Endophytic fungi on growth and photosynthetic characteristics of *Achnatherum sibiricum* ····· JIA Tong, REN Anzhi, WANG Shuai, et al (4811)
Based on image processing technology estimatingleaves stomatal density of *Populus euphratica* and analysis of its ecological significance ····· JIAN Shengqi, ZHAO Chuanyan, ZHAO Yang, et al (4818)
Evaluation of the ecological instream flow in the Yellow River basin with hydrological alterations ····· ZHANG Qiang, LI Jianfeng, CHEN Xiaohong, et al (4826)
The ecological effects of *Suaeda salsa* on repairing heavily degraded coastal saline-alkaline wetlands in the Yellow River Delta ····· GUAN Bo, YU Junbao, LU Zhaohua, et al (4835)
Toxicity risks to the closed tidal flat ecosysten of a PCBs waste savepoint at the coast of Zhejiang ····· HE Shanying, CHEN Kunbai (4841)
Methane emission from a *Carex*-dominated wetland in Poyang Lake ····· HU Qiwu, ZHU Lili, XING Ruixin, et al (4851)
The study on Ice-fish Resources in the Three Gorges Reservoir ····· SHAO Xiaoyang, LI Daofeng, TAN Lu, et al (4858)
Effects of acute cold stress onserum biochemical and immune parameters and liver HSP70 gene expression in GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) ····· LIU Bo, WANG Meiyao, XIE Jun, et al (4866)
Acute toxicityand effect of Cd^{2+} on life table demography of *Brachionus angularis* and *Keratella valga* ····· XU Dandan, XI Yilong, MA Jie, et al (4874)
The association of BDNF gene polymorphisms with normal behavior traits in house-hold sika deer (*Cervus nippon*) ····· LÜ Shenjin, YANG Yan, WEI Wanhong (4881)
Characteristics and controlling factors of photosynthesis in a maize ecosystem on the North China Plain ····· TONG Xiaojuan, LI Jun, LIU Du (4889)
The soil macrofaunal community structure under a long-term fertilization in wheat field ····· GU Yanfang, ZHANG Li, DING Shengyan, et al (4900)
Effect of earthworms on the photosynthetic characteristics of wetland plants and their capacity to purify wastewater ····· XU Defu, LI Yingxue, WANG Ranghui, et al (4907)
Toxicity of three pesticides and their effects on carboxylesterase activity of *Propsilocerus akamusi* ····· FANG Guofei (4914)
Reproductive behavior character and sexual tendency of the adult *Zeuzera leuconotum* Butler (Lepidoptera: Cossidae) ····· LIU Jinlong, ZONG Shixiang, ZHANG Jintong, et al (4919)
Effects of herbicides stress on the population of alligator weed flea beetles, *Agasicles hygrophila* (Col.: Chrysomelidae) and corresponding strategies ····· LIU Yufang, PENG Meifang, WANG Chengchao, et al (4928)
Patterns of fruit and seed production and ecological significance in desert species *Eremosparton songoricum* (FABACEAE) ····· SHI Xiang, WANG Jiancheng, ZHANG Daoyuan, et al (4935)
Effect of different nitrogen supply on the temporal and spatial distribution and remobilization of canopy nitrogen in winter wheat under limited irrigation condition ····· HAO Baozhen, JIANG Lina, FANG Baoting, et al (4941)
Plant architecture characteristics of *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in Zhungar Basin ····· WANG Lijuan, SUN Dongyuan, ZHAO Chengyi, et al (4952)
Downscaling land surface temperature based on relationship between surface temperature and vegetation index ····· NIE Jianliang, WU Jianjun, YANG Xi, et al (4961)
Differential characteristics of soil $\delta^{15}N$ under varying vegetation in karst areas ····· WANG Zhijun, LIANG Xuan, HE Qiufang, et al (4970)
Effect of nitrogen application rate on growth and leaf photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas* L. seedlings ····· YIN Li, HU Tingxing, LIU Yongan, et al (4977)
Seasonal variations in leaf C, N, and P stoichiometry of typical plants in the Yangou watershed in the loess hilly gully region ····· WANG Kaibo, SHANGGUAN Zhouping (4985)
Clonal integration enhances the ability to scavenge reactive oxygen species in root of *Cynodon dactylon* subjected to submergence ····· LI Zhaojia, YU Jie, FAN Dayong, et al (4992)
Pattern oflow-covered sand-fixing woodland and its windbreak effect ····· YANG Wenbin, DONG Huilong, LU Qi, et al (5000)
Evaluation of soil and water conservation capacity of different forest types in Dongling Mountain ····· MO Fei, LI Xuyong, HE Shuxia, et al (5009)
Changes in structural components and respiration rates of coarse woody debris at the initial decomposition stage for 11 temperate tree species ····· ZHANG Limin, WANG Chuankuan, TANG Yan (5009)
Characteristics of nutrient cycling in first and second rotations of Chinese fir plantations ····· TIAN Dalun, SHEN Yan, KANG Wenxing, et al (5025)
The optimal design of a connected nature reserve network ····· WANG Yicheng (5033)
Sub-areas compartmentalization of Changjiang Estuary based on the natural geographical characteristics ····· LIU Lusan, ZHENG Binghui, MENG Wei, et al (5042)
The environmental and economic influence of coal-electricity integration exploitation in the Xilingol League ····· WU Di, DAI Fangzhou, YAN Yan, et al (5055)

Review and Monograph

The influence of diversity changes of ecological conditions on the survival of honey bees ····· HOU Chunsheng, ZHANG Xuefeng (5061)

Scientific Note

The spatio-temporal change in the secondary production of macrozoobenthos in the intertidal zone of Jiaozhou Bay ····· ZHANG Chongliang, XU Binduo, REN Yiping, et al (5071)
The studying system construction of wetland parks ····· WANG Lilong, LU Lin (5081)
Ecological footprint analysis of a semi-arid grassland region facilitates assessment of its ecological carrying capacity: a case study of Xilinguole League ····· YANG Yan, NIU Jianming, ZHANG Qing, et al (5096)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

（源于 2010 年版 CSTPCD 数据库）

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	**生态学报**	**11764**	1	**生态学报**	**1.812**
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次，**全国排名第 1**；影响因子 1.812，**全国排名第 14**；第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊；中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅　　**执行编辑** 刘天星　段　靖

生　态　学　报
（SHENGTAI　XUEBAO）
（半月刊　1981 年 3 月创刊）
第 31 卷　第 17 期　（2011 年 9 月）

ACTA ECOLOGICA SINICA
（Semimonthly，Started in 1981）
Vol. 31　No. 17　2011

编　　辑　《生态学报》编辑部
地址：北京海淀区双清路 18 号
邮政编码：100085
电话：（010）62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主　　编　冯宗炜
主　　管　中国科学技术协会
主　　办　中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址：北京海淀区双清路 18 号
邮政编码：100085
出　　版　科学出版社
地址：北京东黄城根北街 16 号
邮政编码：100717
印　　刷　北京北林印刷厂
发　　行　科学出版社
地址：东黄城根北街 16 号
邮政编码：100717
电话：（010）64034563
E-mail：journal@cspg.net
订　　购　全国各地邮局
国外发行　中国国际图书贸易总公司
地址：北京 399 信箱
邮政编码：100044
广告经营许可证　京海工商广字第 8013 号

Edited by Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA
Add：18，Shuangqing Street，Haidian，Beijing 100085，China
Tel：（010）62941099
www.ecologica.cn
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences，CAS
Add：18，Shuangqing Street，Haidian，Beijing 100085，China
Published by Science Press
Add：16 Donghuangchenggen North Street，Beijing　100717，China
Printed by Beijing Bei Lin Printing House，Beijing 100083，China
Distributed by Science Press
Add：16 Donghuangchenggen North Street，Beijing 100717，China
Tel：（010）64034563
E-mail：journal@cspg.net
Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading Corporation
Add：P. O. Box 399 Beijing 100044，China

ISSN 1000-0933

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q　　**国内外公开发行**　　**国内邮发代号** 82-7　　**国外发行代号** M670　　**定价** 70.00 元