

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

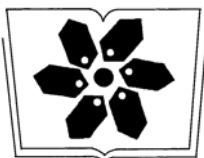
Acta Ecologica Sinica



第33卷 第11期 Vol.33 No.11 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 11 期 2013 年 6 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 新一代 Landsat 系列卫星: Landsat 8 遥感影像新增特征及其生态环境意义 徐涵秋, 唐 菲 (3249)
- 两种自然保护区设计方法——数学建模和计算机模拟 王宜成 (3258)
- 家域研究进展 张晋东, Vanessa HULL, 欧阳志云 (3269)
- 浅水湖泊生态系统稳态转换的阈值判定方法 李玉照, 刘 永, 赵 磊, 等 (3280)
- 辐射传输模型多尺度反演植被理化参数研究进展 肖艳芳, 周德民, 赵文吉 (3291)
- 微囊藻毒素对陆生植物的污染途径及累积研究进展 靳红梅, 常志州 (3298)

个体与基础生态

- 年龄、性别及季节因素对千岛湖岛屿社鼠最大活动距离的影响 叶 彬, 沈良良, 鲍毅新, 等 (3311)
- 寄主大小及寄生顺序对蝇蛹佣小蜂寄生策略的影响 詹月平, 周 敏, 贺 张, 等 (3318)
- 两种苹果砧木根系水力结构及其 PV 曲线水分参数对干旱胁迫的响应
..... 张林森, 张海亭, 胡景江, 等 (3324)
- 三种根系分泌脂肪酸对花生生长和土壤酶活性的影响 刘 苹, 赵海军, 仲子文, 等 (3332)

种群、群落和生态系统

- 象山港春季网采浮游植物的分布特征及其影响因素 江志兵, 朱旭宇, 高 瑜, 等 (3340)
- 洞头海域网采浮游植物的月际变化 朱旭宇, 黄 伟, 曾江宁, 等 (3351)
- 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力 李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 等 (3362)
- 三亚岩相潮间带底栖海藻群落结构及其季节变化 陈自强, 寿 鹿, 廖一波, 等 (3370)
- 长期围封对不同放牧强度下草地植物和 AM 真菌群落恢复的影响 周文萍, 向 丹, 胡亚军, 等 (3383)
- 北京松山自然保护区森林群落物种多样性及其神经网络预测 苏日古嘎, 张金屯, 王永霞 (3394)
- 藏北高寒草地生态补偿机制与方案 刘兴元, 龙瑞军 (3404)
- 辽东山区次生林生态系统不同林型树干茎流的理化性质 徐天乐, 朱教君, 于立忠, 等 (3415)
- 施氮对亚热带樟树林土壤呼吸的影响 郑 威, 闫文德, 王光军, 等 (3425)
- 人工高效经营雷竹林 CO₂ 通量估算及季节变化特征 陈云飞, 江 洪, 周国模, 等 (3434)
- 新疆典型荒漠区单食性天花吉丁虫磷元素含量对环境的响应 王 晶, 吕昭智, 宋 菁 (3445)
- 双斑长跗萤叶甲越冬卵在玉米田的空间分布型 张 聪, 葛 星, 赵 磊, 等 (3452)
- 舟山群岛四个养殖獐种群遗传多样性和遗传结构 林杰君, 鲍毅新, 刘 军, 等 (3460)

景观、区域和全球生态

- 乡镇尺度金塔绿洲时空格局变化 巩 杰, 谢余初, 孙 朋, 等 (3470)
- 合并与不合并: 两个相似性聚类分析方法比较 刘新涛, 刘晓光, 申 琪, 等 (3480)

资源与产业生态

基于投入产出表的中国水足迹走势分析 王艳阳,王会肖,张 昕 (3488)

基于 MRICES 模型的气候融资模拟分析 朱潜挺,吴 静,王 铮 (3499)

黄东海陆架区沉积物中磷的形态分布及生物可利用性..... 张小勇,杨 茜,孙 耀,等 (3509)

鄱阳湖采砂南移扩大影响范围——多源遥感的证据 崔丽娟,翟彦放,邬国锋 (3520)

温度、盐度及其互作效应对吉富罗非鱼血清 IGF-I 与生长的影响 强 俊,杨 弘,王 辉,等 (3526)

城乡与社会生态

福建省城镇-交通系统的景观分隔效应 张天海,罗 涛,邱全毅,等 (3536)

研究简报

青藏高原高寒草原区工程迹地面积对其恢复植物群落特征的影响 毛 亮,周 杰,郭正刚 (3547)

黄土山地苹果树树体不同方位液流速率分析..... 孟秦倩,王 健,张青峰,等 (3555)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 314 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 33 * 2013-06



封面图说: 清晨的天山马鹿群——家域是动物行为学和保护生物学的重要概念之一,它在动物对资源环境的适应与选择,种群密度及社会关系等生态学过程研究中有着重要的作用。马鹿属于北方森林草原型动物,在选择生境的各种要素中,隐蔽条件、水源和食物的丰富度是最重要的指标。野生天山马鹿是中国的特产亚种,主要分布在北天山深山海拔1500—3800m 地带的森林草原中,在高山至谷地之间不同高度的坡面上,马鹿按季节、昼夜变化的不同进行采食。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201203140342

李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 谢宗强, 樊大勇. 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力. 生态学报, 2013, 33(11): 3362-3369.
Li Z J, Xiong G M, Deng L Q, Xie Z Q, Fan D Y. Dynamics of antioxidant enzyme activities in roots of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* recovering from annual flooding. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(11): 3362-3369.

狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹 结束后的抗氧化酶活力

李兆佳^{1,2}, 熊高明¹, 邓龙强³, 谢宗强¹, 樊大勇^{1,*}

(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. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 湖北神农架国家级自然保护区管理局, 湖北神农架 442400)

摘要:三峡水库周期性水淹结束后, 消落带植物积极恢复生长的能力有利于其生存和定居, 因此, 探究影响植物恢复生长的关键生理生态机制对于消落带生态治理具有重要意义。采用野外采样、对比测定的手段, 研究了生长于三峡水库消落带的狗牙根和牛鞭草根在冬季水淹结束后清除活性氧(ROS)的关键酶活力恢复动态。结果表明: 与对照相比, 经历水淹的植物恢复初期发生明显氧化胁迫, 超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)均维持了水淹诱导增加的活力水平。两个物种的过氧化氢酶(CAT)在水淹中活力均较低; 出露之后狗牙根CAT趋向于对照水平, 牛鞭草CAT活力迅速上升但未到显著水平。水淹结束后24 d各个酶活力均回复到对照水平, 表明氧化胁迫已基本消失。消落带位点植物不同酶活力之间表现出显著的相关关系, 这可能是植株维持ROS代谢内稳态的表现。

关键词: 三峡水库消落带; 水淹胁迫; 复氧

Dynamics of antioxidant enzyme activities in roots of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* recovering from annual flooding

LI Zhaojia^{1,2}, XIONG Gaoming¹, DENG Longqiang³, XIE Zongqiang¹, FAN Dayong^{1,*}

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

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

3 Administration of Shen Nong Jia National Nature Reserve, Shennongjia 442400, China

Abstract: A riparian zone with its water level fluctuating annually between 145m and 175m above sea level (ASL) has been created around the impoundment since the Three Gorges Dam was built, turning the terrestrial ecosystem into wetland with winter flooding every year, and most of the original plant species has diminished due to the dramatic environmental changes. Therefore, it is important to examine the recovery dynamic and ecophysiological mechanisms involved in post-submerged plants for vegetative restoration in this reservoir fluctuation zone (RFZ) of the Three Gorges Reservoir, as the recovery ability is critical for plants to survive the periodic flooding and to inhabit the RFZ.

In a field experiment, we examined the activity dynamics of antioxidant enzymes in *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* after a 6-month long flooding over winter. Superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX) and catalase (CAT) were analyzed in root tissue of both species grown in the sites of 158m (re-aeration from flooding) and 175m (never flooded) ASL in the RFZ. Samples were taken every 8 days from the day before exposure (0 day) to the 24th day after drainage.

基金项目: 中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-07); 中国科学院方向性项目(KSCX2-EW-J-1)

收稿日期: 2012-03-14; **修订日期:** 2012-10-10

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

At the beginning of post-flooding period, SOD and APX of both species maintained their high activity induced by flooding, indicating that severe oxidative stress occurred after re-aeration. In contrast, CAT activities were at low level at the end of flooding and increased to the control level rapidly after re-aeration. Oxidative stress was relieved on 24th day after re-aeration, showing that there was no significant difference in enzyme activity between the sites of 158m and 175m ASL.

Our results suggest that the capacity for scavenging reactive oxygen species accumulated after re-aeration could be taken as one of the key factors underlying the recovery ability for the RFZ plants. Furthermore, re-aerated plants showed close associations among antioxidant enzyme activity, which might be due to the attempt to maintain redox homeostasis in plant cell.

Key Words: reservoir fluctuation zone of the Three Gorges reservoir; submergence; re-aeration

三峡水库运行后,在库区沿岸海拔 145—175 m 之间形成落差高达 30 m 的消落带,原来的陆生生态系统演变为季节性湿地生态系统。生长环境的巨大变化和反季节水淹的频繁干扰导致原有的大部分植物种类因不适应而逐渐消亡^[1]。三峡水库消落带将面临生物多样性减少,污染加剧,生态系统更为脆弱等问题^[2]。因此,三峡水库消落带植被的生态治理对维持三峡库区生态环境的稳定具有十分重要的意义^[3]。

对三峡水库消落带植被的生态治理首先需要研究的问题就是消落带适宜植物的水淹耐受机理。对水淹胁迫耐受能力的强弱直接决定了植物是否适宜在消落带环境生长。淹没条件下,植物通过增加通气组织、伸长生长、调节叶片形态结构等方式增强水下气体交换和水下光合^[4]。克隆植物特有的克隆整合机制并有助于整个克隆片段抵御水淹胁迫^[5]。此外,水淹前的碳水化合物储存能力^[6]、水淹过程中对碳水化合物的分配^[7-8]以及水淹过后积极恢复的能力^[9]被认为是构成植物水淹耐受能力的重要组分。

水淹结束后积极恢复的能力有利于消落带的多年生植物占据空间生态位,在出露周期内迅速恢复生长很可能使植株在水淹周期前储存更多碳水化合物。多年野外调查结果发现,三峡库区消落带形成后狗牙根和牛鞭草是适合当地生境的多年生草本植物^[1, 10]。长期模拟水淹研究结果表明狗牙根和牛鞭草能够在水淹结束后迅速恢复生长^[11]。6 个月水淹处理后狗牙根在 15 d 以内开始恢复生长,且盖度迅速增加^[12]。Luo 等^[13]经过 30 d 模拟水淹处理显示,牛鞭草在水淹结束后 10—20 d 就开始恢复生长,且光合生理恢复领先于生长恢复。然而,目前是何种生理生态过程决定了恢复过程的快慢仍需要进一步的研究。

长期水淹胁迫导致无氧呼吸替代有氧呼吸、细胞内还原势增加等一系列细胞生理状态变化^[14]。消落带适宜物种要重新适应水淹结束后正常的生长条件,其中一个问题是水淹过后植物与空气的重新接触可能会导致其受到的氧化胁迫程度明显增高^[15],即使植物可以忍耐长期的水淹胁迫,但在恢复期内却可能因为不耐受高水平氧化胁迫而死亡^[16],这可能是河岸带和消落带植物分布的重要限制因子^[17]。大量研究表明植物体内抵御氧化胁迫的体系非常完备,其中超氧化歧化酶(SOD, EC 1.15.1.1)、抗坏血酸过氧化物酶(APX, EC 1.11.1.11)、过氧化氢酶(CAT, EC 1.11.1.6)是清除活性氧(ROS)、降低氧化胁迫的关键酶^[18-19]。因此,水淹后的恢复阶段,狗牙根和牛鞭草的恢复动态是否会与其体内清除 ROS 的 SOD、APX、CAT 的活性动态相关?

目前,有关三峡消落带适宜植物的水淹耐受机理的研究大部分采用模拟水淹方式^[11, 13, 20]。由于模拟水淹实验不能完全对应自然状况(自然状况下水压、水深、光照等条件与模拟淹水实验条件差别很大),采用野外采样、对比测定的手段,研究了三峡库区消落带生长的狗牙根和牛鞭草的根系在水淹后恢复过程中清除 ROS 的关键酶的活性动态,以期回答上述科学问题,并为消落带人工植被恢复重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验地点

实验地位于重庆市忠县石宝镇共和村三峡水库消落带(30°24'22"N, 108°24'26"E)。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。

1.2 实验材料

狗牙根, *Cynodon dactylon* (L.) Pers, 禾本科多年生草本植物, 具根状茎或匍匐茎, 匍匐茎节上生根及分枝; 对 Cu、Cd、Sb 等重金属具有较强富集能力^①, 可作为牧草或草坪草; 在国内分布于华南、黄河流域及以南地区、长江流域及以南地区 and 新疆等地。

牛鞭草, *Hemarthria altissima*, 禾本科多年生草本, 有长而横走的根茎。牛鞭草在我国分布较广, 东北、华北、华中、华南、西南各地皆有存在, 多生于田地、水沟、河滩等湿润处, 常用作牧草。

两者均具有克隆习性, 能较快扩张占领生境, 在长江中上游地区牛鞭草常与狗牙根等相伴而生^[21]。

1.3 实验设计

2008 年 3—6 月划定 5 m×30 m 样地 4 块, 其中 2 块位于海拔 158 m, 作为水淹及恢复处理组; 另外 2 块样地位于海拔 175 m, 作为对照组。每个海拔的样地按照 20 cm×30 cm 株行距分别移栽当地种源的狗牙根和牛鞭草, 移栽后只作简单的除杂草维护。

2009 年春三峡水库水位下降, 158 m 样地出露前一天(第 0 天)进行第 1 次取样, 此后每 8 d^② 取样一次: 分别在 4 块样地上各挖取植株, 每块样地取 4 棵作为重复, 迅速洗净根系, 吸干水分后称取 0.5—1.0 g(鲜重)根部组织放入液氮中保存, 用于检测 SOD、APX、CAT 酶活力。为尽力保证植物样品一致性, 减少因日间光照、温度、水分的日变化引起的生理状态差异, 每次取样均在清晨 5:00—8:00 之间进行。

根据长江水文网(<http://www.cjh.com.cn>)的三峡水库忠县水位记录, 实验期间海拔 175 m 样地水淹共 0 d, 海拔 158 m 样地水淹共 195 d。

1.4 根系取样与粗酶提取

取样时, 把植株完整挖出, 轻柔洗净根上的土, 并用蒸馏水冲洗 3 遍。称取根系 0.5—1 g, 立即置于液氮中急冻, 并于 -70 °C 下保存, 用于酶活力检测。酶提取与活力检测方法在 Jiang 和 Zhang^[22] 基础上作修改^[23]: 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 °C 下以 15000 g 离心 20 min, 上清液为粗酶液。

1.5 SOD(EC 1.15.1.1)活力检测

在盛有 3 mL SOD 反应混合液(预热至 25 °C)的试管中, 加入 100 μL 粗酶液。终浓度分别为 50 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH 值 7.8), 13 mmol/L 甲硫氨酸, 75 μmol/L 氮蓝四唑(NBT), 2 μmol/L 核黄素, 0.1 mmol/L EDTA-Na₂。混合后放在单排透明试管架上, 在光照培养箱(25 °C, 12000 lx)内照光 10 min, 迅速测定 OD₅₆₀。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。以抑制反应 50% 的酶量为一个 SOD 酶活力单位。

1.6 APX(EC 1.11.1.11)活力检测

2.5 mL APX 反应混合液(预热至 20 °C)中依次加入 100 μL 粗酶液、0.4 mL H₂O₂ 稀释液(预热至 20 °C)。终浓度分别为 50 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH 值 7.0), 0.1 mmol/L EDTA-Na₂, 0.03 mmol/L AsA(抗坏血酸, ascorbate), 0.06 mmol/L H₂O₂。加入 H₂O₂ 后立即测定 0—5 min 内的 OD₂₉₀ 值变化, 每 30 s 记录 1 次读数, 计算单位时间内 AsA 减少量(AsA 比吸光系数 2.8 mmol·L⁻¹·cm⁻¹)并计算酶活性(1 个酶活定义为 1 U = 1 μmol AsA/s 减少量)。蒸馏水作空白, 对照用蒸馏水代替酶液。

1.7 CAT(EC 1.11.1.6)活力检测

2.8 mL 反应液(预热至 20 °C)中加入 200 μL 粗酶液, 终浓度分别为 50 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH 值

① 陶星星, 两个典型矿区植物积累重金属调查与研究(硕士论文). 2008, 湖南农业大学.

② 本研究取样间隔根据参考文献以及实地观察结果确定: 检测水淹(或缺氧)条件下抗氧化酶活力的取样间隔根据处理时间长短从数十分钟到数天不等; 水淹处理长达数个月的文献报道表明植株在水淹结束后 3—10 d 内开始恢复生长; 据实地观察, 三峡库区消落带冬季水淹结束后, 植株在 1 周内基本开始复苏, 在 1 个月内生长至正常水平

7.0), 10 mmol/L H_2O_2 。混合后立即测定 0—2 min 内的 OD_{240} 值变化, 每 30 s 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 $39.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$) 及酶活性 (1 个酶活定义为 $1 \text{ U} = 1 \text{ } \mu\text{mol } H_2O_2/\text{s}$ 减少量)。蒸馏水作空白, 对照用蒸馏水代替酶液。

1.8 统计分析方法

数据的统计分析使用 SPSS 16.0, 采用 t 检验分析海拔 175 m 与 158 m 之间对应指标的差异显著性; 用二元相关分析方法确定指标之间的相关关系。用 Origin 8.0 作图。

2 结果

长期水淹胁迫 (图 1, 海拔 158 m, 第 0 天) 条件下, 狗牙根和牛鞭草根 SOD、APX 酶活力均高于对照 (图 1, 海拔 175 m, 第 0 天) 且大部分呈显著差异, 与此相反, 处理组 CAT 均显著低于对照。

水淹结束后 (图 1, 第 8 天, 第 16 天), SOD、APX 酶活性均维持或上升到较高水平。狗牙根 CAT 稍低于对照而牛鞭草 CAT 上升幅度较大, 但差异不显著。

酶活力的变化反映了物种间的差异。牛鞭草 SOD、APX、CAT 酶活力相对值 (处理/对照) 均在 8—16 d 达最高, 分别为对照的 3.9 倍、9.3 倍、3.6 倍, 而狗牙根 3 个酶活力的变化逐渐趋向于对照值 (图 1)。

尽管起始特征、恢复期变化动态各有特点, 但恢复阶段后期 (第 24 天) 两个物种所有酶活力均与对照水平相近, 没有显著差异。

相关分析表明, 实验观察过程中 3 个酶活力两两正相关。这种相关性在很大程度上与受胁迫然后逐渐恢复的植株有关, 因为若按照海拔划分数据, 相关显著性完全集中于 158 m 处理组; 不同物种之间则以牛鞭草根系各酶活力之间的相关性为主, 狗牙根根系只有 SOD-APX 之间显著相关 (图 2)。

表 1 基于检测个体数据的 SOD、APX、CAT 酶活力 Pearson 相关系数及 p 值

Table 1 Pearson correlation coefficient and p value of correlation analysis among antioxidant enzyme activities based on plant individuals

	超氧化歧化酶与 抗坏血酸过氧化物酶 SOD&APX		超氧化歧化酶与 过氧化氢酶 SOD&CAT		抗坏血酸过氧化物酶与 过氧化氢酶 APX&CAT	
	R^2	P	R^2	P	R^2	P
全部 Total	0.644	<0.001	0.396	0.001	0.286	0.023
158 m	0.742	<0.001	0.693	<0.001	0.531	0.002
175 m	-0.241	0.184	-0.140	0.443	0.035	0.848
牛鞭草 <i>H. altissima</i>	0.889	<0.001	0.653	<0.001	0.625	<0.001
狗牙根 <i>C. dactylon</i>	0.826	<0.001	-0.219	0.228	-0.150	0.414

3 讨论

3.1 长期水淹胁迫导致 SOD、APX 酶活力增强而 CAT 酶活力降低

长期水淹胁迫导致细胞内 ROS 过度积累; 细胞缺氧引起的高还原势条件下 $\text{NAD(P)H}/\text{NAD(P)}^+$ 循环受阻、线粒体电子传递链饱和, 电子在传递过程中泄漏并还原氧分子^[14, 24]。植物体可以通过提高 ROS 清除酶的活力以清除过度积累的 ROS, 降低氧化胁迫程度^[25]。长期水淹胁迫后 (图 1, 第 0 天) 狗牙根、牛鞭草的根部 SOD、APX 活力普遍显著高于对照。这与一些研究报道相近: 复氧阶段羽扇豆 (*Lupinus luteus* L., cv. Juno) 根系 SOD、CAT 活力上升, 但 POD 只受到轻微影响^[26]; 黄菖蒲 (*Iris pseudacorus* L.) 与德国鸢尾 (*Iris germanica* L.) 在缺氧处理和恢复阶段的 SOD 酶活性均高于对照, 且耐受性越高其增加幅度越大^[27]; 缺氧增加了小麦根系 SOD 在非变性凝胶电泳中的条带数量, 导致 SOD 总活力上升并持续至复氧阶段^[28]。而狗牙根与牛鞭草的根部 CAT 起始活力均低于对照 (图 1), 这可能是受到 O_2^- 对 CAT 活力的抑制作用影响。这种作用在体外实验中得到证实, 因而 CAT 在体内条件下很可能也受 O_2^- 影响^[29]。

3.2 水淹结束后恢复期间清除 ROS 的关键酶活性发生了动态变化

Unger 等^[30]对土壤化学特性的研究显示, 水淹结束后土壤孔隙的 O_2 浓度与水淹期间相比存在显著跃升。

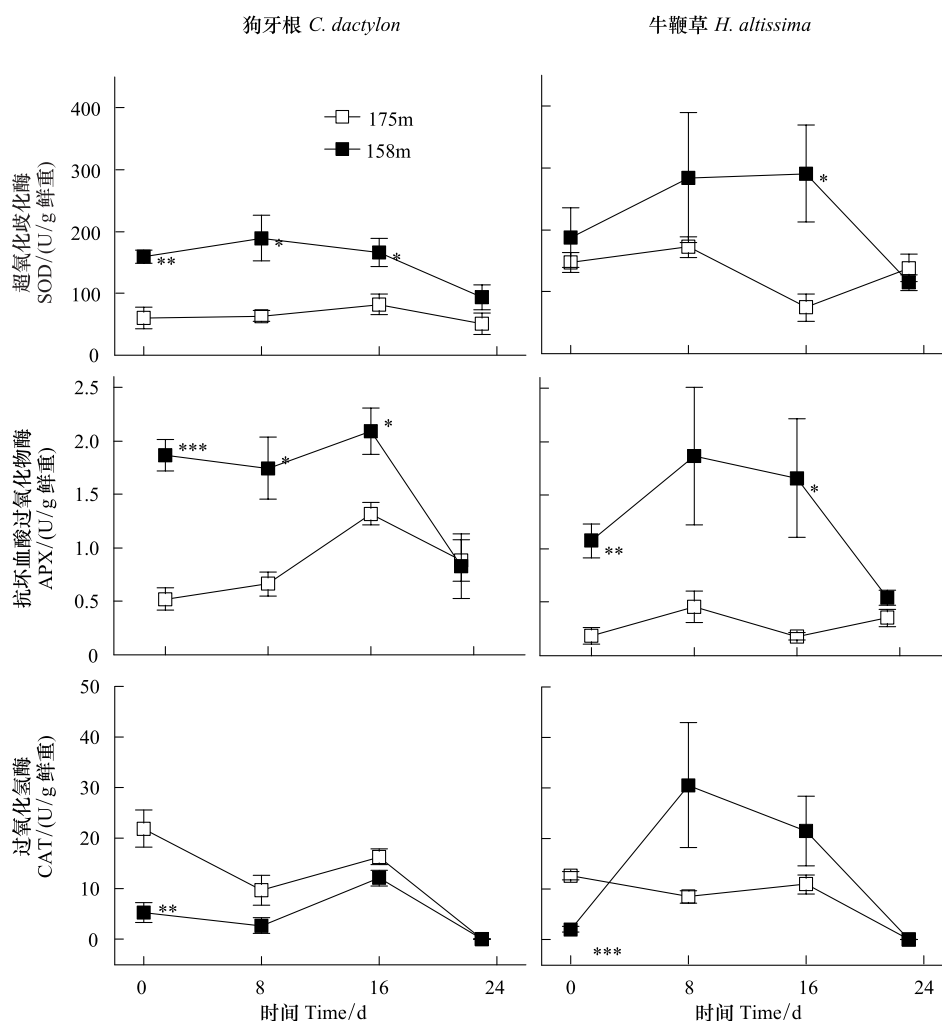


图1 狗牙根与牛鞭草根 SOD、APX 和 CAT 酶活力动态

Fig.1 Activity dynamics of SOD, APX and CAT from roots of *C. dactylon* and *H. altissima*

平均值±标准误差, * 代表不同处理间 *t*-test 差异显著: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

植物体与空气重新接触,水淹胁迫导致的处于过还原状态的根际和细胞环境将 O_2 还原为 $O_2^{[31]}$,这将会诱导或者加重(水淹胁迫引起的)氧化胁迫^[32],并诱导清除 ROS 的关键酶的活性上升^[33]。研究表明:相对于对照,这两个物种在恢复阶段的 SOD 和 APX 均保持了较高水平(图1,第8天,第16天),说明恢复阶段确实出现了较高水平的氧化胁迫。

水淹结束一段时间后,植物根部受胁迫诱导的无氧呼吸途径关键酶活力下降^[34]。可以认为呼吸代谢逐渐恢复到正常的有氧代谢模式, O_2 重新作为电子最终受体,因而植物细胞内 ROS 生产水平较恢复起始阶段下降,ROS 清除酶活力也可能因此随之下降(图1,第24天)。结果表明:狗牙根和牛鞭草根部的酶活力在24d左右完全回复至对照水平,可以认为细胞内的 ROS 代谢已经趋于稳定平衡,植株已基本处于未受氧化胁迫的状态。这个结果与长期模拟水淹实验的结果^[12-13, 20]吻合,说明恢复期内氧化胁迫水平与恢复生长状态紧密相关。

3.3 恢复过程中两个物种酶活力动态并不一致

本实验中,狗牙根 CAT 活力迅速恢复到对照水平,而牛鞭草 CAT 活力迅速增至较高水平,只因波动较大而与对照未形成显著差异(图1)。这个差别可能源于两个物种细胞中 ROS 调节途径的不同响应。在功能上,CAT、AsA-GSH 循环(抗坏血酸-谷胱甘肽循环)以及 GPX(谷胱甘肽过氧化物酶)均能催化分解 H_2O_2 ,在

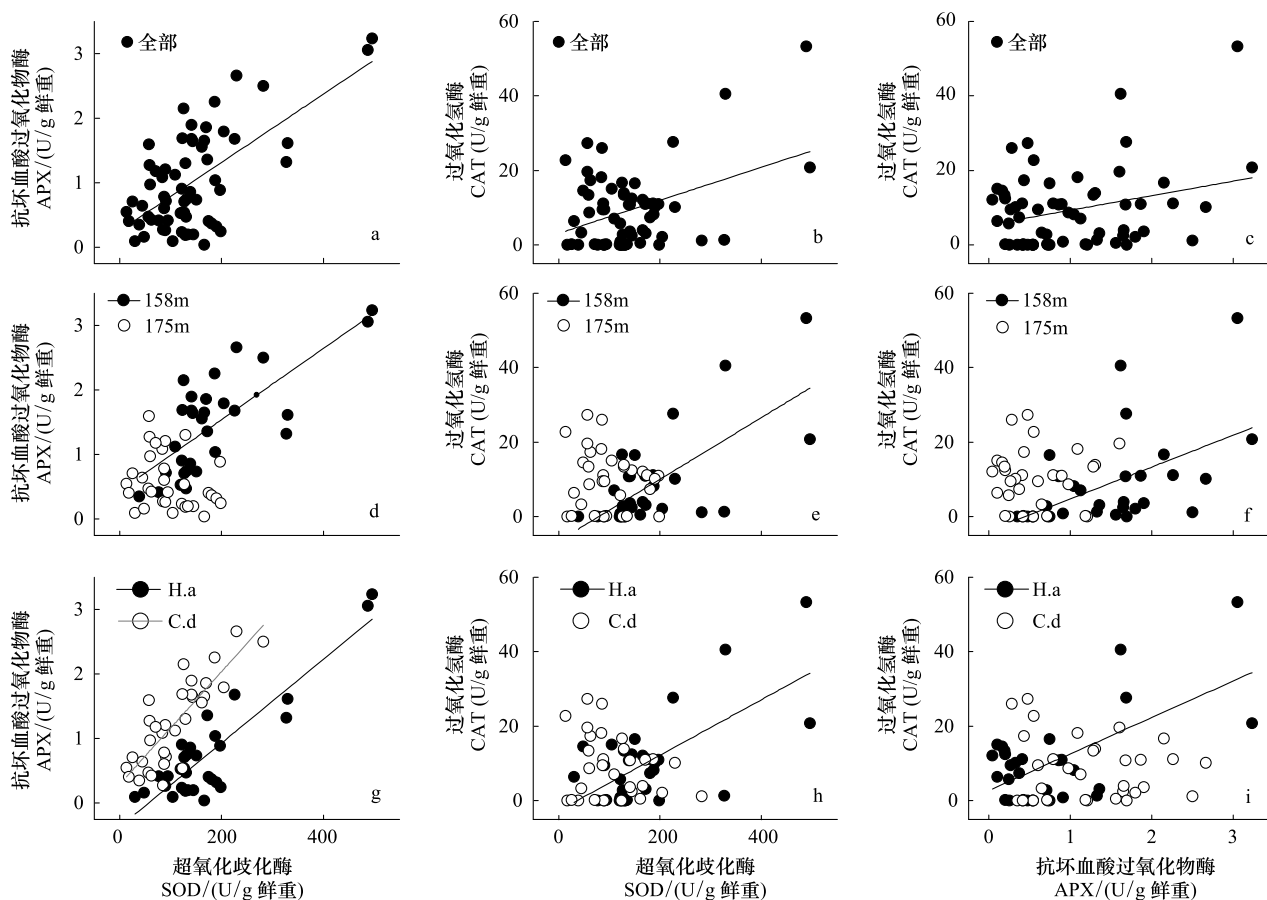


图2 基于植株个体数据的SOD、APX和CAT酶活力相关分析

Fig. 2 Activity-correlation between SOD, APX and CAT based on plant individuals

全部数据分别按照不同海拔或不同物种(H. a.;牛鞭草;C. d.;狗牙根)分组;相关系数及P值见表1

维持细胞氧化还原状态稳定方面,三者在一定程度上互为冗余、互相补充^[35-37],因此,可能两个物种在催化分解 H_2O_2 途径上存在差异。此外,牛鞭草在恢复过程中3个酶与对照组的相对活性均有不同程度的增加,而狗牙根3个酶的相对活性基本维持不变。这可能说明牛鞭草在恢复阶段处于更高水平的氧化胁迫下;或其它机制也参与了对狗牙根的ROS清除过程。

3.4 消落带位点恢复过程中3个酶的活性显著正相关

海拔158 m位点的植物在恢复过程中抗氧化酶活力之间出现显著相关(图2),可能是植物细胞维持ROS代谢内稳态的体现。SOD分布于所有细胞器内,能够催化超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)发生歧化反应,产生 H_2O_2 及 O_2 ^[18],而APX和CAT则进一步清除 H_2O_2 ^[19]。研究报道显示,对细胞有潜在毒性的ROS同时也具有信号传导作用^[38-39],低浓度下, H_2O_2 作为信号分子参与出发各种胁迫响应^[40],高浓度下则发出细胞程序性死亡^[41]。因此,恢复期植物可以通过调节酶活力以及加强各关键酶的协作作用(相关关系)^[32],最大能力清除过量积累的ROS,以避免细胞遭受不可逆转的损伤。而对照组3个抗氧化酶活力之间没有显著相关性,原因可能是非氧化胁迫状态下其他代谢途径与ROS代谢的相互作用加强,ROS代谢过程可能不是制约植物生存生长的唯一关键生理生态过程。

总之,我们采用野外采样、对比测定的方法研究了三峡库区消落带生长的狗牙根和牛鞭草的根系在水淹后恢复过程中的ROS清除的关键酶的活性动态。发现:长期水淹胁迫导致SOD、APX酶活增强而CAT酶活降低;淹水后恢复期,清除ROS的关键酶活性发生了动态变化,这可能与水淹过后的积极恢复生长能力有密切关系;恢复过程中两个物种酶活动态并不一致;恢复过程中3个酶的活性呈显著相关。尽管有关ROS代谢

与恢复生长之间的关系还需要进一步的直接证据,本文的研究结果有助于揭示消落带植物适应的生理生态机制,也为消落带生态恢复治理实践提供了重要的理论基础。

致谢: 感谢重庆大学郭劲松教授、夏玉仙教授和曾德玉老师提供检测设备支持。

References:

- [1] Lu Z J, Li L F, Huang H D, Tao M, Zhang Q F, Jiang M X. Preliminary effects of impounding on vegetation in drawdown zone of the Three Gorges Reservoir region. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2010, 28(3): 303-314.
- [2] Tan S D, Wang Y, Zhang Q F. Environmental challenges and countermeasures of the water-level-fluctuation zone (WLFZ) of the Three Gorges Reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2008, 17(S1): 101-105.
- [3] Su W C. Main ecological and environmental problems of water-level-fluctuation zone(WLFZ) in Three Gorges reservoir and their controlling measures. *Journal of Yangtze River Scientific Research Institute*, 2004, 21(2): 32-34.
- [4] Voesenek L A C J, Colmer T D, Pierik R, Millenaar F F, Peeters A J M. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 213-226.
- [5] 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.
- [6] Sarkar R K. Saccharide content and growth parameters in relation with flooding tolerance in rice. *Biologia Plantarum*, 1997, 40(4): 597-603.
- [7] Angelov M N, Sung S J S, Doong R L, Harms W R, Kormanik P P, Black C C. Long-and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp-adapted tree species. *Tree Physiology*, 1996, 16(5): 477-484.
- [8] Islam M A, Macdonald S E. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees-Structure and Function*, 2004, 18(1): 35-42.
- [9] Gibbs J, Greenway H. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(1): 1-47.
- [10] Wang J C, Zhu B, Wang T. Characteristics of restoration of natural herbaceous vegetation of typical water-level fluctuation zone after flooding in the Three gorges Reservoir area. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2011, 20(5): 603-610.
- [11] Wang H F, Zeng B, Li Y, Qiao P, Ye X Q, Luo F L. Effects of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian plant species in Three Gorges Reservoir region, China. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(5): 977-984.
- [12] Liu Y F, Liu Z X. Adaptability test of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. in the ebb and flow zone of the Three Gorges Reservoir under extreme conditions. *Journal of Southwest Agricultural University: Natural Science*, 2005, 27(5): 661-663.
- [13] Luo F L, Nagel K A, Zeng B, Schurr U, Matsubara S. Photosynthetic acclimation is important for post-submergence recovery of photosynthesis and growth in two riparian species. *Annals of Botany*, 2009, 104(7): 1435-1444.
- [14] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 179-194.
- [15] Crawford R M M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(2): 145-159.
- [16] Nabben R H M, Blom C W P M, Voesenek L A C J. Resistance to complete submergence in *Rumex* species with different life histories: the influence of plant size and light. *New Phytologist*, 1999, 144(2): 313-321.
- [17] Yi Y H, Fan D Y, Xie Z Q, Chen F Q. The effects of waterlogging on photosynthesis-related eco-physiological processes in the seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(12): 6025-6033.
- [18] Bowler C, Vanmontagu M, Inze D. Superoxide-dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 83-116.
- [19] May M, Vernoux T, Leaver C, Van Montagu M, Inze D. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(321): 649-667.
- [20] Tan S D, Zhang S J, Zhang K R, Dang H S, Li M, Zhang Q F. Effect of long-time and deep submergence on recovery growth and photosynthesis of three grass species in Three Gorges Reservoir area. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(4): 391-396.
- [21] Yang C H, Zhang X Q, Li X L, Du Y, Wu Y Q. Hemarthria germplasm resources and breeding. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(2): 7-12.
- [22] Jiang M, Zhang J. 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.
- [23] 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.
- [24] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [25] 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.

- [26] Garnczarska M, Bednarski W. Effect of a short-term hypoxic treatment followed by re-aeration on free radicals level and antioxidative enzymes in lupine roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, 42(3): 233-240.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] Kono Y, Fridovich I. Superoxide radical inhibits catalase. *Journal of Biological Chemistry*, 1982, 257(10): 5751-5754.
- [30] Unger I M, Motavalli P P, Muzika R M. Changes in soil chemical properties with flooding: a field laboratory approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 131(1/2): 105-110.
- [31] Sairam R K, Kumutha D, Ezhilmathi K, Deshmukh P, Srivastava G. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia Plantarum*, 2008, 52(3): 401-412.
- [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] Veselova T V, Veselovsky V A, Turovetsky V B, Galchuk S V, Vanyushin V F, Aleksandrushkina N I, Rubin A B. Post-hypoxic oxidative stress after radicle protrusion as a possible cause for the production of abnormal seedlings in pea. *Seed Science and Technology*, 2004, 32(2): 283-296.
- [34] Dubey H, Grover A. Respiratory pathway enzymes are differentially altered in flood tolerant and sensitive rice types during O₂ deprivation stress and post-stress recovery phase. *Plant Science*, 2003, 164(5): 815-821.
- [35] Willekens H, Chamnongpol S, Davey M, Schraudner M, Langebartels C, Van Montagu M, Inze D, Van Camp W. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C₃ plants. *The EMBO Journal*, 1997, 16(16): 4806-4816.
- [36] Vanderauwera S, Zimmermann P, Rombauts S, Vandenabeele S, Langebartels C, Griess W, Inzé D, Van Breusegem F. Genome-wide analysis of hydrogen peroxide-regulated gene expression in Arabidopsis reveals a high light-induced transcriptional cluster involved in anthocyanin biosynthesis. *Plant Physiology*, 2005, 139(2): 806-821.
- [37] Mhamdi A, Hager J, Chaouch S, Queval G, Han Y, Taconnat L, Saindrenan P, Gouia H, Issakidis-Bourguet E, Renou J P, Noctor G. Arabidopsis glutathione reductase1 plays a crucial role in leaf responses to intracellular hydrogen peroxide and in ensuring appropriate gene expression through both salicylic acid and jasmonic acid signaling pathways. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 1144-1160.
- [38] Jabs T, Dietrich R A, Dangel J L. Initiation of runaway cell death in an Arabidopsis mutant by extracellular superoxide. *Science*, 1996, 273(5283): 1853-1856.
- [39] Foreman J, Demidchik V, Bothwell J H F, Mylona P, Miedema H, Torres M A, Linstead P, Costa S, Brownlee C, Jones J D G, Davies J M, Dolan L. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature*, 2003, 422(6930): 442-446.
- [40] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(10): 490-498.
- [41] Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, Van Montagu M, Inzé D, Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2000, 57(5): 779-795.

参考文献:

- [1] 卢志军, 李连发, 黄汉东, 陶敏, 张全发, 江明喜. 三峡水库蓄水对消涨带植被的初步影响. *武汉植物学研究*, 2010, 28(3): 303-314.
- [2] 谭淑端, 王勇, 张全发. 三峡水库消落带生态环境问题及综合防治. *长江流域资源与环境*, 2008, 17(S1): 101-105.
- [3] 苏维词. 三峡库区消落带的生态环境问题及其调控. *长江学院院报*, 2004, 21(2): 32-34.
- [5] 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.
- [10] 王建超, 朱波, 汪涛. 三峡库区典型消落带淹水后草本植被的自然恢复特征. *长江流域资源与环境*, 2011, 20(5): 603-610.
- [11] 王海锋, 曾波, 李娅, 乔普, 叶小齐, 罗芳丽. 长期完全水淹对4种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 977-984.
- [12] 刘云峰, 刘正学. 三峡水库消落区极限条件下狗牙根适生性试验. *西南农业大学学报:自然科学版*, 2005, 27(5): 661-663.
- [17] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 陈芳清. 模拟淹水对池杉和栓皮栎光合生理生态过程的影响. *生态学报*, 2008, 28(12): 6025-6033.
- [20] 谭淑端, 张守君, 张克荣, 党海山, 黎明, 张全发. 长期深淹对三峡库区三种草本植物的恢复生长及光合特性的影响. *武汉植物学研究*, 2009, 27(4): 391-396.
- [21] 杨春华, 张新全, 李向林, 杜逸, 吴彦奇. 牛鞭草属种质资源及育种研究. *草业学报*, 2004, 13(2): 7-12.
- [23] 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.

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 朱永官

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 33 卷 第 11 期 (2013 年 6 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 11 (June, 2013)

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	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
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
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	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
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	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
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	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



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 90.00 元