DOI: 10.5846/stxb201306161712

景红娟,何兴东,郭健潭,梁玉婷,陈秀莲,张斯莲.阿拉善荒漠 4 种植物叶 RNA/DNA 比和 RNA/蛋白质比的季节变化.生态学报,2015,35(9): 2998-3005.

Jing H J, He X D, Guo J T, Liang Y T, Chen X L, Zhang S L.Seasonal changes of leaf rna/dna ratio and rna/protein ratio of four species plants from the Alxa Desert. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9):2998-3005.

阿拉善荒漠 4 种植物叶 RNA/DNA 比和 RNA/蛋白质 比的季节变化

景红娟1,何兴东1,*,郭健潭1,梁玉婷1,陈秀莲2,张斯莲2

- 1 南开大学生命科学学院, 天津 300071
- 2 内蒙古阿拉善盟气象局, 巴彦浩特 750306

摘要:为比较进展演替和正在演替中建群植物体内 RNA/DNA 比、RNA/蛋白质比的变化,选择阿拉善荒漠基于流沙基质演替系列建群植物籽蒿(Artemisia sphaerocephalla)、油蒿(A. ordosica)、冷蒿(A. frigida)与猫头刺(Oxytropis aciphylla)为对象,分析了生长季4种植物幼嫩枝叶 RNA、DNA、蛋白质以及 RNA/DNA 比和 RNA/蛋白质比的季节变化。结果表明,叶 DNA 含量,4种植物均为5月最低,籽蒿和猫头刺7月最高而油蒿和冷蒿5至9月逐渐升高;叶 RNA 含量,油蒿和冷蒿7月最高,籽蒿5月最高、7月最低,猫头刺5至9月逐渐升高;叶蛋白质含量,4种植物均为7月最低、9月最高;叶 RNA/DNA 比,籽蒿和猫头刺7月最低而油蒿和冷蒿7月最高,随进展演替4种植物叶 RNA/DNA 比生长季均值逐渐降低;叶 RNA/蛋白质比,4种植物均为7月最高且显著高于5月,演替替代种冷蒿叶 RNA/蛋白质比生长季均值高于被替代种油蒿。可见,演替系列建群植物与演替群落被替代种和替代种叶 RNA/DNA 比与 RNA/蛋白质比存在明显季节分异并与植物生长快慢相关。

关键词:阿拉善荒漠; RNA/DNA 比; RNA/蛋白质比; 季节变化; 群落演替

Seasonal changes of leaf rna/dna ratio and rna/protein ratio of four species plants from the Alxa Desert

JING Hongjuan¹, HE Xingdong^{1,*}, GUO Jiantan¹, LIANG Yuting¹, CHEN XiuLian², ZHANG SiLian² 1 College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

2 Alxa Meteorological Bureau, Bayanhaote 750306, China

Abstract: To comprehensively understand the natural succession of plant communities in the Alxa Desert, we studied the seasonal changes for RNA, DNA and protein contents, and the ratios of RNA/DNA ratio and RNA/protein ratio of constructive species, and compared these differences at different successional stages. The study site, located at 38°24′59″ N, 105°43′31″E, is 8 km away from the Bayinhaote town of Alxa Left Banner of Inner Mongolia Autonomous Region, China. The succession series of plant community in this study area are as follows: In the early successional stage, community is dominated by Artemisia sphaerocephalla; at mid-successional stage, the plant communities are dominated by A. ordosica and A. frigida; and at late-successional stage, it developed into a relatively stable Oxytropis aciphylla community. In A. ordosica + A. frigida community, the A. ordosica was furthermore replaced by A. frigida. As to the cause for plant community succession, the difference of plant relative growth rate for the replaced species and/or substitute species is usually considered to be one of the major factors. Theoretically, plant RNA/DNA ratio and RNA/protein ratio may be

基金项目:国家自然科学基金(30970546); 国家 863 项目(2013AA06A205)资助

收稿日期:2013-06-16; 网络出版日期:2014-05-22

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xingd@ nankai.edu.cn

related to plant relative growth rate, so we hypothesize that the difference to the RNA/DNA ratio or RNA/protein ratio may take on among the constructive species in the progressive successional series or between the replaced species and the substitute species in the successional community. In the present study, we collected the fresh and tender leaves of A. sphaerocephalla, A. ordosica, A. frigida and O. aciphylla at 9:00, 12:00, 15:00 and 18:00 on the May 26, July 26 and September 26 in 2012, respectively, and analyzed the seasonal changes of their RNA, DNA, protein, RNA/DNA ratio and RNA/protein ratio. The results showed that the lowest DNA content was in May for all four plants, and the highest value of A. sphaerocephalla and O. aciphylla appeared in July, while for the A. ordosica and A. frigida, it increased gradually from May to September. For leaf RNA content, the highest value of A. ordosica and A. frigida was in July, while for A. sphaerocephalla, the highest and lowest values occurred in May and July, respectively, and the RNA content of O. aciphylla increased gradually from May to September. However, the same changes of leaf protein content were found for four plants, the lowest and highest values appeared in July and September, respectively. For leaf RNA/DNA ratios, the lowest value for A. sphaerocephalla and O. aciphylla was in July, while the highest value presented in July for A. ordosica and A. frigida. Moreover, the mean RNA/DNA ratio during the growing season decreased gradually with progressive succession process. For leaf RNA/protein ratios, the highest value was in July for four plants. The mean RNA/protein ratio of the substitute species-A. frigida was higher than that of the replaced species-A. ordosica at the mid-successional stage of A. ordosica + A. frigida community. The results suggest that the leaf RNA/DNA ratios and RNA/protein ratios had obvious seasonal changes from early successional stage to late successional stage.

Key Words: Alxa desert; RNA/DNA ratio; RNA/protein ratio; seasonal change; community succession

生物大分子是生物体的重要组成成分,它们的理化性质、结构及其动态特性、分子间相互作用及其协同性等是复杂生命活动的基础^[1]。在生物体中,从 DNA 到 RNA 再到蛋白质(中心法则),基因表达在不同的水平上进行调控,其中,转录水平上的调控是最重要的, DNA 的转录速度决定了细胞中信使 RNA(mRNA)的含量^[2],mRNA 是各种生物蛋白质合成的"模板",其含量的变化将引起生物体对核糖体需求量的变化。RNA/DNA 比可反映 DNA 的转录速率。同时,mRNA、转运 RNA(tRNA)和核糖体 RNA(rRNA)都参与蛋白质的合成,总 RNA 含量是蛋白质合成的基础,因而 RNA/蛋白质比又可表示蛋白质合成时核糖体的翻译效率^[3]。

早期研究表明,RNA/ DNA 比与细菌生长率呈正相关^[49]。随后,在海洋浮游生物^[10]和鱼类^[11]的研究中,也发现了这一规律。关于 RNA/蛋白质比,Klausmeier 等^[12]认为,该比值的变化可以部分地反映生物体的P/N 比,是衡量蛋白质合成过程中对富 P 的 rRNA 和富 N 的"原料"相对需求的一个指标。Karpinets 等^[13]通过对单细胞微生物的研究也证实了这一点,由 RNA 和蛋白质含量计算所得的 P/N 比随具体生长率的增加而升高。Matzek 和 Vitousek^[14]对维管植物研究认为,由于未用于生长的 N 或 P 可能被植物储存从而使得植物生长和元素计量比之间的关系变得模糊,他们对温室中营养充足条件下生长的 14 种维管植物比较后发现,RNA/蛋白质比不随生长率的升高而单调递增。

理论分析表明,RNA/DNA 比和 RNA/蛋白质比能够影响蛋白质的合成,进而影响植物个体的生长率,进一步影响植物种群密度、格局以及植物群落稳定性,但这需要实验验证。在内蒙古阿拉善左旗境内,基于流沙基质的进展演替系列为:流动沙地籽蒿(Artemisia sphaerocephalla)群落,半固定、固定沙地油蒿(A. ordosica)群落,固定沙地冷蒿(A. frigida)群落以及淡灰钙土、灰钙土猫头刺(Oxytropis aciphylla)群落^[15-16]。在油蒿+冷蒿群落中,冷蒿正在替代油蒿^[17]。为此,本研究选择阿拉善荒漠籽蒿、油蒿、冷蒿和猫头刺4种建群植物为研究对象,分析了4种植物体内RNA/DNA 比和RNA/蛋白质比的季节变化特征,我们的研究目标是:(1)揭示随进展演替建群植物体内RNA/DNA 比的变化规律;(2)了解演替群落中替代物种与被替代物种体内RNA/蛋白质比的变化规律。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于阿拉善荒漠的内蒙古阿拉善左旗巴彦浩特镇南 8 km (38° 24′59″N,105° 43′31″E),海拔 1420 m,属于典型温带干旱区。据阿拉善盟气象站资料,该地年均气温为 9.2℃,年均降水量为 215.2 mm,主要集中在 7—9 月份,年均蒸发量为 2349.2 mm,年均相对湿度为 39%,年均风速为 3.1 m/s,风向以西北风为主。植被属半荒漠。

1.2 样品采集和测定

在研究区,随机选取籽蒿、油蒿、冷蒿和猫头刺成株各 15 株,测量株高和冠幅直径。同时,对籽蒿、油蒿、冷蒿和猫头刺各随机选取 3 株生长良好、大小基本一致的成株作为样株,根部系上红尼龙绳作好标记,开展生长季内采样。

2012 年 5 月 26 日、7 月 26 日和 9 月 26 日,每天 9、12、15 h 和 18 h 分别采集 4 种植物地上部顶端的幼嫩枝叶,装入封口袋中,用硫酸纸包好,白色线绳绑定后装入液氮罐中带回实验室,转入-70℃低温冰箱中保存。

1.2.1 样品提取方法

在实验室,用烘干法^[18]测定 4 种植物各个时点样品的枝叶含水量,植物 DNA、RNA 和蛋白质用改良一步法^[19]提取。

①植物粗提物的提取。分别称取新鲜植物叶 0.1000~g 放于研钵中,加入液氮充分研磨,转入 2~mL 离心管中,加入 1~mL Biozol 试剂,振荡混匀,室温孵育 10~min(如不立即提取,样品可在 Biozol 试剂中 4~C 保存)。加入 $200~\mu L$ 氯仿,振荡均匀(4min)后在冰上孵育 10min。然后 4~C 、12~000~r/min 离心 15~min。离心后样品分为 3~E:上层无色水相、中间层和底层蓝色有机相。

②RNA 的提取。将上层转移到 1.5 mL 离心管中,加入等体积异丙醇,颠倒混匀。将混合样品置于-20% 孵育 20 min 以上。然后 4%、12000 r/min 离心 10 min。RNA 沉淀通常形成片状沉淀附着于管壁和管底,弃上清。用 1 mL 75%乙醇洗涤 RNA 沉淀 1 次,颠倒洗涤离心管管壁,尽可能让沉淀悬浮。4%、12000 r/min 离心 5 min,再次去除上清。室温干燥 RNA 沉淀,用 20 μ L DEPC 处理水溶解 RNA 沉淀,将 10 μ L 溶解液转移到新的 1.5 mL 离心管中用于定量,剩下的用于电泳(检验纯度)。

③DNA 的提取。移去上层后,其余部分加入 1 mL 无水乙醇,颠倒混匀。室温静置 5 min,然后 4℃、2000 r/min 离心 8 min。上清(约 1.3 mL)转移至新的 2 mL 离心管用于提取蛋白质,沉淀用于提取 DNA。沉淀中加入 700 μL 预热的抽提液(2%CTAB 抽提液置于 65℃水浴锅中预热),颠倒混匀。65℃水浴 40 min 以上。加入 等体积的氯仿/异戊醇(24:1,V/V),颠倒混匀。4℃、10000 r/min 离心 10 min。移取上清(800 μL)至新的 1.5 mL 离心管,加入 700 μL 的异丙醇,-20℃放置 30 min。然后 4℃、12000 r/min 离心 15 min,弃上清。用 1 mL 75%乙醇溶液洗涤沉淀,4℃、12000 r/min 离心 5 min,弃上清。室温晾干 DNA 沉淀,20 μL DEPC 处理水溶解沉淀,将 10 μL 溶解液转移到新的 1.5 mL 离心管中用于定量,剩下的用于电泳。

④蛋白质的提取。取沉淀 DNA 后剩余的上清,转移到新的 2 mL 离心管中,加入 700 μ L 异丙醇沉淀蛋白质。颠倒混匀 1 min,室温放置 10 min。然后 4° C、12000 r/min 离心 10 min。移液枪移除上部上清 850 μ L。再次加入 700 μ L 异丙醇,沉淀。 4° C、12000 r/min 离心 10 min,弃上清。用 1 mL 含 0.3 mol/L 盐酸胍的 95% 乙醇溶液洗涤蛋白质沉淀。室温放置 10 min。 4° C、7500 r/min 离心 8 min,弃上清。重复两次。用 1 mL 无水乙醇按同样方法再次洗涤沉淀。室温晾干蛋白质沉淀。用 1% SDS 溶解蛋白质,反复吸打。55 $^{\circ}$ C 水浴使其完全溶解。 4° C、10000 r/min 离心 10 min。将上清转移到新的 1.5 mL 离心管中,用于定量。

为减小取样不均匀带来的误差,同一个样品均称取约 0.1000 g 的各 3 份用于 DNA、RNA 和蛋白质的提取。同时,每个时间点同种植物从 3 株固定样株采样为 3 次生物采样重复,测定过程中每个样测定 3 次为 3 次测定重复。

1.2.2 定量方法

用移液枪吹打混匀每一管的提取物,在 Thermo Scientific NanoDrop 2000 分光光度计上进行点样,记录读数。每管进行 2 次。

1.3 数据处理

对于RNA含量、DNA含量、蛋白质含量,每个指标、每个时间点位的数据值为3次采样重复和3次测定重复共9个值的平均值。然后,用Excel 2003软件计算平均值和标准误,以月份、物种为横坐标,分别以植物叶RNA、DNA、蛋白质含量以及RNA/DNA比和RNA/蛋白质比为纵坐标作图,用SPSS 13.0进行差异显著性检验分析。

2 结果与分析

2.1 植物叶 DNA、RNA 和蛋白质含量的季节变化

DNA 测定结果表明(图 1),籽蒿和猫头刺的 DNA 含量生长季均为 5 月最低、7 月最高且 7 月显著高于 5、9 月;而油蒿和冷蒿则是 5 月最低、9 月最高且 5、7、9 月逐渐升高。可见、4 种植物 DNA 含量均为 5 月最低。

RNA 测定结果表明,油蒿和冷蒿体内 RNA 含量的季节变化相似,7 月最高;而籽蒿 RNA 含量 5 月最高、7 月最低,猫头刺 RNA 含量 5、7、9 月随季节显著逐渐升高。

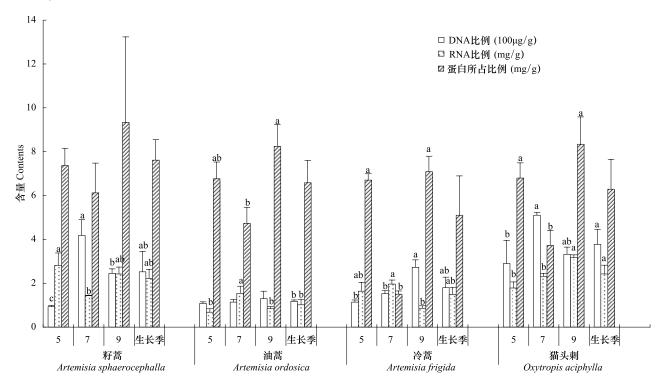


图 1 阿拉善荒漠 4 种建群植物叶 DNA、RNA 和蛋白质含量的季节变化

Fig.1 Seasonal changes of leaf DNA, RNA and protein contents for four constructive plants in Alxa Desert

值得注意的是,蛋白质含量的季节变化4种植物表现一致,均为7月最低、9月最高,但籽蒿蛋白质含量7月与9月间差异不显著,而油蒿、冷蒿和猫头刺7月与9月间差异显著。

2.2 植物叶 RNA/DNA 比和 RNA/蛋白质比的季节变化

结果表明,籽蒿和猫头刺叶 RNA/DNA 比均在 7 月最低,但生长季内叶 RNA/DNA 比籽蒿 5 月最高而猫头刺 9 月最高;与此现象相反,油蒿和冷蒿叶 RNA/DNA 比均在 7 月最高,但生长季内叶 RNA/DNA 比油蒿 5 月最低而冷蒿 9 月最低。统计表明,从籽蒿到油蒿和冷蒿再到猫头刺 4 种植物生长季叶 RNA/DNA 比平均值有逐渐降低的趋势,也就是说,随进展演替,植物叶 RNA/DNA 比逐渐降低。

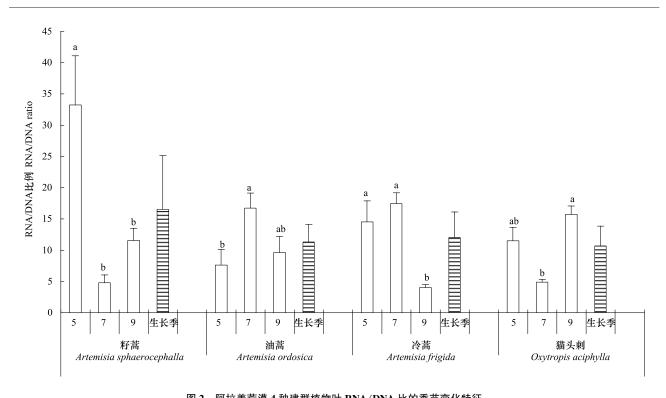


图 2 阿拉善荒漠 4 种建群植物叶 RNA/DNA 比的季节变化特征 Fig.2 Seasonal changes of leaf RNA/DNA ratio for four constructive plants in Alxa Desert

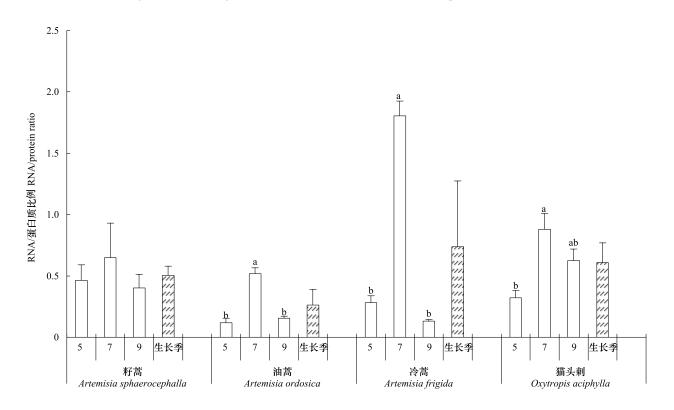


图 3 阿拉善荒漠 4 种建群植物叶 RNA/蛋白质比的季节变化特征 Fig.3 Seasonal changes of leaf RNA/protein ratio for four constructive plants in Alxa Desert

分析表明,4 种植物叶 RNA/蛋白质比均为 7 月最高,油蒿和猫头刺叶 RNA/蛋白质比均为 5 月最低,且 4 种植物叶 RNA/蛋白质比 7 月显著高于 5 月(籽蒿明显高于但不显著)。统计表明,冷蒿叶 RNA/蛋白质比生长季平均值高于油蒿。

3 讨论

3.1 植物地上部枝叶中 DNA、RNA 和蛋白质含量的季节变化特征

任东涛和张承烈^[20]的研究结果表明,4种生态型芦苇的 DNA 含量在 5 月均最高。本研究结果表明,阿拉善荒漠 4 种建群植物籽蒿、油蒿、冷蒿和猫头刺的叶 DNA 含量在生长季初期 5 月均最低。DNA 是生物遗传物质,尽管某一物种单个细胞的 DNA 含量是恒定的^[21-22],但多细胞植物随细胞数量的增加和细胞的伸长,组织中 DNA 含量也会有较大变化。植物在发育为成年植株的过程中,细胞数目增加和细胞生长的共同作用使植物体表现出明显的伸长或扩大。在阿拉善荒漠,5 月正是植物生长初期,细胞数量还在不断增加,因此本研究中 4 种优势植物叶的 DNA 含量均在 5 月最低。4 种植物不同的是,籽蒿和猫头刺在 7 月 DNA 含量达到最高,而油蒿和冷蒿 5 月至 9 月 DNA 含量逐渐升高,这在一定程度上反映了这几种植物组织细胞的分生进程。

RNA 是在特定时间和空间下基因表达的产物,它是蛋白质合成的基础,但它对蛋白质含量的影响又有滞后作用。在本研究中,4 种植物叶 RNA 含量变化无明显的规律,籽蒿 RNA 含量 5 月最高、7 月最低,油蒿和冷蒿体内 RNA 含量 7 月最高,而猫头刺 RNA 含量生长季逐渐显著升高。这种变化可能预示着,籽蒿早期生长较快,油蒿和冷蒿在雨季到来后生长较快,而猫头刺生长季内不断匀速生长,这与猫头刺的耐旱习性有很大关系。

本研究结果表明,蛋白质含量的季节变化 4 种植物表现一致,均为 7 月最低、9 月最高。大量研究表明,水分胁迫会导致蛋白质含量下降^[23-24]。造成这种现象原因有两方面:一是活性氧增加,膜脂过氧化加剧,蛋白质合成受抑;二是蛋白酶活性的提高促使蛋白质水解加剧^[25],蛋白质降解使蛋白质的成分之一脯氨酸积累,脯氨酸的过量累积反过来影响蛋白质的代谢^[26]。在阿拉善荒漠,7 月份之前降水量很少,蛋白质的降解和水解会使蛋白质含量降低。同时,植物细胞在生长过程中,生长着的细胞具有旺盛的代谢能力,不断进行光合作用,许多代谢产物(淀粉、可溶性糖等)增加,积累于液泡中,使细胞的干重随着体积的增加而增加,则单位干物质中蛋白质含量相对降低。因此,本研究中 4 种优势植物蛋白质含量在 7 月均最低。然而,进入 9 月末后,气温下降,植物对低温的适应常常和体内发生的一些生理生化方面的变化相联系,包括基因表达的变化,激素水平的改变,可溶性糖、氨基酸和有机酸的增加,渗透保护物和保护蛋白的积累以及膜脂组成的改变^[27-29]。武雁君和刘建辉^[30]研究表明,在一定范围内随温度降低和低温处理时间的延长,能够诱导植物产生更多的可溶性蛋白,从而减少细胞失水,降低低温给细胞带来的伤害。杜永吉等^[31]研究表明,随温度降低,结缕草 3 个品种叶片的可溶性蛋白含量增加。因此,4 种植物体内蛋白质含量在 9 月均最高。可见,夏季高温时段蛋白质含量的降低预示着植物忍耐胁迫的程度,而秋末低温时段蛋白质含量的增加又预示着植物储藏营养用以过冬并为来年生根发芽奠定营养基础。

3.2 植物叶中 RNA/DNA 比与 RNA/蛋白质比的季节变化特征

承前所述,国外学者研究表明,细菌、浮游生物和鱼类的生长率随其体内 RNA/DNA 比增大而增大[411],但植物鲜见这方面的报道。本研究结果表明,从籽蒿到油蒿和冷蒿再到猫头刺 4 种植物叶 RNA/DNA 比生长季的平均值显现出逐渐降低的趋势,即随进展演替生长季建群植物叶 RNA/DNA 比逐渐降低,也就是说,演替早期植物生长季具有较大的 RNA/DNA 比,而演替后期植物生长季具有较小的 RNA/DNA 比。Tilman ^[32] 曾指出,演替早期的物种生长较快,而演替后期的物种与早期的物种相比生长速度较慢。综合两者分析,可以推知阿拉善荒漠演替早期植物生长季 RNA/DNA 比较大、生长较快,而演替后期植物生长季 RNA/DNA 比较小、生长较慢。事实上,对籽蒿、油蒿、冷蒿和猫头刺成株各 15 株的测量结果表明,4 种植物成株的株高依次为(103.33±2.73)、(72.60±2.87)、(48.13±3.45)和(26.27±1.12)。m,冠幅直径依次为(118.60±3.71)、(103.47±2.56)、(56.40±7.21)和(13.67±1.23)。m,这种进展演替系列建群植物个体从大到小的变化在一定程度上支持本研究的分析。进一步分析表明,籽蒿和猫头刺叶 RNA/DNA 比在7月均最低,这和蛋白质的变化相一致,但叶 RNA/DNA 比籽蒿5月最高而猫头刺9月最高,这和 RNA 的变化相一致,这预示阿拉善荒漠演替早期植

物生长季前期生长较快,而演替后期植物生长季后期生长较快。

在油蒿+冷蒿演替群落中,冷蒿为替代种而油蒿为被替代种^[17],理论上,在处于演替的生境中替代种的生长率肯定高于被替代种,相应地,按照生长率假说,替代种体内的 RNA/蛋白质比应高于被替代种^[14, 33]。本研究结果表明,生长季冷蒿叶 RNA/蛋白质比平均值高于油蒿,这一结果符合生长率假说。进一步分析表明,4种植物叶 RNA/蛋白质比 7 月均最高,这与蛋白质的变化密切相关,4种植物叶蛋白质含量 7 月较低,导致 7 月份这 4 种植物叶 RNA/蛋白质比较高。另一方面,RNA/蛋白质比可表示蛋白质合成时核糖体的翻译效率^[3],而 RNA 转译成蛋白质必定需要一定的时间^[34-37],即 RNA 转译成蛋白质具有时滞效应,反过来说,由于4 种植物叶 RNA/蛋白质比在 7 月最高,为后来蛋白质合成奠定了基础,因而,如上所述,9 月份 4 种植物叶蛋白质含量均达到较高水平。因此,我们认为,用 RNA/蛋白质比反映植物成株现时生长率有点勉强,但用其反映成株紧邻将来生长率比较可行。

总之,在阿拉善荒漠,随进展演替,建群植物 RNA、DNA 和蛋白质含量均表现出明显的季节变化,由此引起植物体内 RNA/DNA 比与 RNA/蛋白质比的季节变化,进而可能影响植物的现时生长与紧邻将来生长。

参考文献(References):

- [1] 叶子弘,张文英,柴惠,贺平安.生物信息学.杭州:浙江大学出版社,2011:20-21.
- [2] Raven J A. Protein turnover and plant RNA and phosphorus requirements in relation to nitrogen fixation. Plant Science, 2012, 188-189: 25-35.
- [3] Goldspink D F, Kelly F J. Protein turnover and growth in the whole body, liver and kidney of the rat from foetus to senility. Biochemistry, 1978, 217: 507-516.
- [4] Caldwell P C, Mackor E L, Hishelwood C. The ribose nucleic acid content and cell growth of Bact. lactis aerogenes. Journal of the Chemical Society, 1950; 3151-3155.
- [5] Neidhardt F C, Magasanik B. Studies on the role of ribonucleic acid in the growth of bacteria. Biochimica et Biophysica Acta, 1960, 42: 99-116.
- [6] Kjeldgaard NO, Kurland CG. The distribution of soluble and ribosomal RNA as a function of growth rate. Journal of molecular Biology, 1963, 6 (4): 341-348.
- [7] Rosset R, Julien J, Monier R. Ribonucleic acid composition of bacteria as a function of growth rate. Journal of Molecular Biology, 1966, 18(2): 308-320
- [8] Leick V. Ratios between contents of DNA, RNA, and protein in different microorganisms as a function of maximal growth rate. Nature, 1968, 217 (5134): 1153-1155.
- [9] Brunschede H, Dove T L, Bremer H. Establishment of exponential growth after a nutritional shift-up in Escherichia coli Br: accumulation of deoxyribonucleic acid, ribonucleic acid, and protein. Journal of Bacteriology, 1977, 129(2): 1020-1033.
- [10] Vrede T, Persson J, Aronsen G. The influence of food quality (P: C ratio) on RNA: DNA ratio and somatic growth rate of Daphnia. Limnology and Oceanography, 2002, 47(2): 487-494.
- [11] Kearns P K, Atchison G J. Effects of trace metals on growth of yellow perch (*Perca flavescens*) as measured by RNA-DNA ratios. Environmental Biology of Fishes, 1979, 4(4): 383-387.
- [12] Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, Levin S A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. Nature, 2004, 429 (6988): 171-174.
- [13] Karpinets T V, Greenwood D J, Sams C E, Ammons J T. RNA: protein ratio of the unicellular organism as a characteristic of phosphorous and nitrogen stoichiometry and of the cellular requirement of ribosomes for protein synthesis. BioMed Central Biology, 2006, 4: 30.
- [14] Matzek V, Vitousek P M. N; P stoichiometry and protein; RNA ratios in vascular plants; an evaluation of the growth-rate hypothesis. Ecology Letters, 2009, 12(8); 765-771.
- [15] 王海涛, 薛苹苹, 何兴东, 高玉葆, 李永红, 段续川. 油蒿演替系列土壤基质的演变. 南开大学学报: 自然科学版, 2007, 40(1): 87-91.
- [16] 张宁,何兴东,邬畏. 腾格里沙漠 3 种土壤有机质和碳酸钙特征. 生态学报, 2009, 29(8): 4094-4101.
- [17] 赵雪莱,何兴东,薛苹苹,张宁,邬畏,李荣,慈华聪,徐静静,高玉葆,赵哈林.土壤碳酸钙/有效磷化学计量特征对油蒿群落植物密度的影响.科学通报,2012,57(1):80-87.
- [18] 华东师范大学植物生理教研组. 植物生理学实验指导. 北京: 人民教育出版社, 1980: 1-2.
- [19] Xiao X, Han B, Xu S, Li L, He J, Huang M, Xie G S, Shen W B. Modified one step isolation of RNA, DNA and protein from plant tissues. Agricultural Science & Technology, 2010, 11(9); 58-62.

- [20] 任东涛, 张承烈. 河西走廊不同生态型芦苇核酸代谢季节动态研究. 植物学报, 1994, 36(5): 385-392.
- [21] Dorch Q, Roberts T L, Clayton J R, Ahmed S I. RNA/DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms. Marine Ecology Progress Series, 1983, 13: 61-71.
- [22] 司亚东,金有坤,周洪琪,陆桂. 鲤鱼白肌中 RNA/DNA 值与其生长的关系. 上海水产大学学报, 1992, 1(3/4): 159-167.
- [23] 魏良民. 几种旱生植物碳水化合物和蛋白质变化的研究. 干旱区研究, 1991, 8(4): 38-41.
- [24] 姜慧芳, 任小平. 干旱胁迫对花生叶片 SOD 活性和蛋白质的影响. 作物学报, 2004, 30(2): 169-174.
- [25] 陈立松, 刘星辉. 水分胁迫对荔枝叶片氮和核酸代谢的影响及其与抗旱性的关系. 植物生理学报, 1999, 25(1): 49-56.
- [26] 白志英,李存东,刘渊. 干旱胁迫下小麦叶片脯氨酸和蛋白质含量变化与染色体的关系. 植物遗传资源学报,2007,8(3):325-330.
- [27] Palva E T. Gene expression under low temperature Stress // Basra A S, ed. Stress Induced Gene Expression in Plants. New York: Harwood Academic Publishers, 1994: 103-130.
- [28] Hugghes MA, Dunn MA. The molecular biology of plan acclimation to low temperature. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(3): 291-305.
- [29] Palva E T, Heino P. Molecular mechanism of plant cold acclimation and freezing tolerance. New York: In Plant Cold Hardiness, 1997: 3-14.
- [30] 武雁军,刘建辉. 低温胁迫对厚皮甜瓜幼苗抗寒性生理生化指标的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2007, 35(3): 139-143.
- [31] 杜永吉,于磊,孙吉雄,鲁为华. 结缕草 3 个品种抗寒性的综合评价. 草业学报, 2008, 17(3): 6-16.
- [32] Tilman D. Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. Ecology, 1986, 67(2): 555-563.
- [33] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production; metabolism, scaling and ecological response to global change. New Phytologist, 2010, 186(3): 593-608.
- [34] Ingel J, Bietz D, Hageman R H. Changes in composition during development and maturation of maize seeds. Plant Physiology, 1965, 40(5): 835-839.
- [35] Ingel J, Hageman R H. Metabolic changes associated with the germination of corn II. Nucleic acid metabolism. Plant Physiology, 1965, 40(1): 48-53.
- [36] 赵琪, 戴绍军. 蛋白质组学研究揭示的植物根盐胁迫响应机制. 生态学报, 2012, 32(1): 274-283.
- [37] 张志兴,陈军,李忠,李兆伟,黄锦文,陈婷,方长旬,陈鸿飞,林文雄.水稻籽粒灌浆过程中蛋白质表达特性及其对氮肥运筹的响应. 生态学报,2012,32(10);3209-3224.