

植物 OSCA1 家族的起源与进化

柴利芳 (山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041000)

摘要 OSCA(reduced hyperosmolality-induced $[Ca^{2+}]_i$ increase channel)是高渗透性门控非选择性的钙渗透阳离子通道,它在感受外源和内部的渗透变化以及调节植物生长发育中起着关键作用。目前关于 OSCA1 家族的研究大多集中在功能方面,而关于系统发育分析的研究较少,尤其是在植物界没有采集大量的样本并进行深入研究。通过对植物界目前已完成全基因组测序的 82 个物种 OSCA1 家族的系统发育分析来探究该家族的起源与进化。研究表明,OSCA1 在被子植物中可以分为四大分支(OSCA1.2、OSCA1.5、OSCA1.7 和 OSCA1.8),且该家族在整个高等植物中为一个单系;在 OSCA1 家族的 8 个成员中均发生了基因重复事件;OSCA1 家族在低等到高等植物中的数量分布大致呈现递增趋势。以上结果不仅可以完善植物界中 OSCA1 家族的进化历史,而且能够为进一步研究其功能提供充足的理论依据。

关键词 OSCA;通道蛋白;基因重复;系统发育

中图分类号 Q943 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)20-0001-06

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.20.001



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Origin and Evolution of OSCA1 Family in Plants

CHAI Li-fang (College of Life Science of Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000)

Abstract OSCA (reduced hyperosmolality-induced $[Ca^{2+}]_i$ increase channel) are hyperosmolarity-gated non-selective cation channels that permeates calcium ions. OSCA family plays a key role in sensing exogenous and endogenous osmotic changes and regulating plant growth and development. Most of the current researches on the OSCA1 family focused on functions, but few on phylogenetic analysis. There were no further studies using a large number of samples in plants. In this study, we investigated the origin and evolution of OSCA1 family in 82 species in plants that had completed genome sequencing. The results were as follows: OSCA1s in angiosperms could be divided into four branches (OSCA1.2, OSCA1.5, OSCA1.7 and OSCA1.8), and that OSCA1s was monophyletic in the whole higher plants. There were gene duplication events occurred in all 8 members of OSCA1 family. The number of OSCA1 family in lower to higher plants showed an increasing trend in general. The above results could be not only helpful for us to know the phylogeny of OSCA1 family in plants, but also helpful for further study of its functions.

Key words OSCA; Channel protein; Gene duplication; Phylogeny

渗透变化的应答对植物生长、发育和繁殖至关重要^[1]。而 OSCA1 是一种 Ca^{2+} 渗透性阳离子通道蛋白,在高渗透胁迫诱导中起重要作用^[2]。真核细胞通过 Ca^{2+} 传导通道能够产生胞质 Ca^{2+} 信号。 Ca^{2+} 是动植物适应反应和发育过程中的一种多功能信使。钙(Ca^{2+})浓度的空间和时间变化实现了所有真核生物重要的信号调节功能^[3-4]。植物和动物在 Ca^{2+} 通道和 Ca^{2+} 结合蛋白的互补性上表现出显著差异。

OSCA1.1 是由美国杜克大学裴真明教授研究小组在研究拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)突变体的过程中发现的,他们发现质膜蛋白 OSCA1.1 是一种介导 Ca^{2+} 增加的离子通道。OSCA1.1 形成非选择性阳离子通道,其渗透质膜上的 Ca^{2+} 被高渗透激活^[5]。在渗透胁迫下,OSCA1.1 对保卫细胞和根细胞的渗透性造成影响,从而影响 Ca^{2+} 信号传导,减少水分蒸腾和调节根系生长。研究发现,拟南芥 OSCA1 家族共由 8 个成员组成,分别为 OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3、OSCA1.4、OSCA1.5、OSCA1.6、OSCA1.7、OSCA1.8^[6]。

2014 年, Hou 等^[7]在拟南芥鉴定过程中获得了膜整合蛋白(CSC1, At4g22120, 也被称为 OSCA1.2),它是调控 Ca^{2+} 渗透性的阳离子通道,并与 OSCA1.1 保持高度的同源性。该蛋白可以在高渗透胁迫下增加细胞内 Ca^{2+} 浓度,对 K^+ 和 Na^+ 具有一定的渗透性。OSCA1 是一种非常重要的蛋白,它编码植物

细胞膜中的蛋白质,感知水的可用性变化。基于该蛋白家族,笔者对物种间的系统发育关系进行更进一步的研究,构建系统进化树,并分析 OSCA1 家族在植物界中的分布与进化,并增加从水生植物到陆生植物、从关键低等植物到高等植物的采样,以期后续 OSCA1 家族的功能验证提供参考和依据。

1 材料与方法

1.1 序列搜集与比对 通过一系列的进化分析探索了植物中 OSCA1 家族的进化历史。首先,通过双向 BLAST 的方法在 GeneBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 数据库中搜索 OSCA1 蛋白。为了计算 OSCA1 在植物中不同进化阶段的拷贝数目及变化情况,根据已完成的基因组测序物种的分布情况,选择其中的 82 个物种,它们涵盖了藻类植物、苔藓植物、蕨类植物、被子植物及其大部分内部支系的四大分支(表 1),剔除过短的序列和歧义位点过多的序列,经过整理和分析,保留了高质量的且具有类群代表性和拷贝数代表性的序列。

在进行多序列比对时,先使用 CLUSTALW 生成原始矩阵,再用 Bioedit 对最初的比对结果进行手工调整。在获得相对可靠的矩阵后,再产生一棵树,并重复上面的操作,进行反复调整,直至序列比对比较可靠、合理。

1.2 系统发育分析 考虑到数据量较大,在系统发育分析中,主要使用 MEGA7.0 软件,用邻接法(neighbor-joining, NJ)和最大简约法(maximum parsimony, MP)构建系统发育树。其中 NJ 树 3 个参数的设置:①test of phylogeny(建树检验方

基金项目 山西师范大学研究生科研创新项目(2017SCX046)。

作者简介 柴利芳(1992—),女,山西山阴人,硕士研究生,研究方向:生物学。

收稿日期 2019-06-05

法),是用来检验建树质量的。默认的检验方法是步长检验(bootstrap method),步长测试需要设定检查次数,通常为100的倍数,该研究的默认设置为1000。②substitution model,它是选择遗传距离时使用的计算模型。理论上应尝试各种模型,并根据测试结果选择最合适的模型计算。实际上,可尝试选择更简单的距离模型,比如p-distance,该研究中,氨基酸矩阵使用p-distance模型。③缺口/缺失数据处理,大多数树构建方法需要删除多序列比对中具有多个空位的列。但是根据遗传距离测量的不同方法,删除原则也不同。如果

遗传距离是通过序列之间不同残基的数量来衡量的,则需要选择完全缺失。该研究中,选择部分删除(partial deletion),删除程度设定为50%。MP树最早源于形态性状方面的研究,现在已扩展到分子序列的进化分析中。最大简约法对所有可能的拓扑结构进行计算,能够计算出所需替代数最小的拓扑结构,并将其作为最优树,适用于亲缘关系较近的序列。该研究使用TBR模型,支持率以自展(bootstrap)法获得,重复取样1000次。BS值只显示50%以上的支持率。

表1 OSCA1基因家族物种水平取样情况

Table 1 Species level sampling of OSCA1 gene family

序号 No.	物种 Species	缩写 Abbreviation	科属 Family and genus	OSCA1 基因数量 Number of OSCA1	序号 No.	物种 Species	缩写 Abbreviation	科属 Family and genus	OSCA1 基因数量 Number of OSCA1
1	<i>Raphanus sativus</i>	Rs	十字花科萝卜属	10	44	<i>Daucus carota</i>	Dca	伞形科胡萝卜属	8
2	<i>Brassica rapa</i>	Br	十字花科芸薹属	10	45	<i>Pharbitis nil</i>	Pn	旋花科牵牛属	8
3	<i>Brassica napus</i>	Bn	十字花科芸薹属	10	46	<i>Durio zibethinus</i>	Dz	木棉科榴莲属	8
4	<i>Brassica oleracea</i>	Bo	十字花科芸薹属	10	47	<i>Olea europaea</i>	Oe	木犀科木犀榄属	2
5	<i>Arabidopsis thaliana</i>	At	十字花科拟南芥属	8	48	<i>Sesamum indicum</i>	Sin	胡麻科胡麻属	5
6	<i>Arabidopsis lyrata</i>	Al	十字花科拟南芥属	8	49	<i>Nelumbo nucifera</i>	Nn	睡莲科莲属	5
7	<i>Thellungiella salsuginea</i>	Ts	十字花科盐芥属	8	50	<i>Tarenaya hassleriana</i>	Th	醉蝶花科醉蝶花属	5
8	<i>Capsella rubella</i>	Cru	十字花科芥属	8	51	<i>Eucalyptus grandis</i>	Eg	桃花娘科桉属	5
9	<i>Glycine max</i>	Gm	豆科大豆属	8	52	<i>Juglans regia</i>	Jr	胡桃科胡桃属	4
10	<i>Arachis hypogaea</i>	Ah	豆科落花生属	8	53	<i>Vitis vinifera</i>	Vv	葡萄科葡萄属	4
11	<i>Vigna angularis</i>	Va	豆科豇豆属	6	54	<i>Carica papaya</i>	Cp	番木瓜科番木瓜属	4
12	<i>Cajanus cajan</i>	Cc	豆科木豆属	5	55	<i>Theobroma cacao</i>	Tc	梧桐科可可属	2
13	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Pv	豆科菜豆属	5	56	<i>Hordeum vulgare</i>	Hv	禾本科大麦属	4
14	<i>Medicago truncatula</i>	Mt	豆科苜蓿属	4	57	<i>Zea mays</i>	Zm	禾本科玉蜀黍属	4
15	<i>Vigna radiata</i>	Vr	豆科豇豆属	4	58	<i>Brachypodium distachyum</i>	Bd	禾本科短柄草属	4
16	<i>Cicer arietinum</i>	Car	豆科鹰嘴豆属	4	59	<i>Setaria italica</i>	Si	禾本科狗尾草属	4
17	<i>Malus domestica</i>	Md	蔷薇科苹果属	7	60	<i>Oryza sativa</i>	Os	禾本科稻属	4
18	<i>Fragaria vesca</i>	Fv	蔷薇科草莓属	6	61	<i>Oryza brachyabtha</i>	Ob	禾本科稻属	4
19	<i>Pyrus bretschneideri</i>	Pb	蔷薇科梨属	4	62	<i>Sorghum bicolor</i>	Sb	禾本科高粱属	3
20	<i>Prunus persica</i>	Ppe	蔷薇科桃属	4	63	<i>Triticum aestivum</i>	Ta	禾本科小麦属	2
21	<i>Prunus mume</i>	Pm	蔷薇科杏属	4	64	<i>Elaeis guineensis</i>	Egu	棕榈科油棕榈属	4
22	<i>Prunus arium</i>	Par	蔷薇科櫻属	4	65	<i>Phoenix dactylifera</i>	Pd	棕榈科刺葵属	4
23	<i>Solanum tuberosum</i>	St	茄科茄属	6	66	<i>Musa acuminata</i>	Ma	芭蕉科芭蕉属	7
24	<i>Solanum lycopersicum</i>	Sl	茄科茄属	6	67	<i>Dendrobium catenatum</i>	Dc	兰科石斛属	6
25	<i>Capsicum annuum</i>	Ca	茄科辣椒属	6	68	<i>Selaginella moellendorffii</i>	Sm	卷柏科卷柏属	3
26	<i>Cucumis sativus</i>	Csa	葫芦科黄瓜属	4	69	<i>Physcomitrella patens</i>	Pp	葫芦藓科小立碗藓属	4
27	<i>Cucumis melo</i>	Cm	葫芦科甜瓜属	3	70	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	Cr	绿藻门	7
28	<i>Momordica charantia</i>	Mc	葫芦科苦瓜属	3	71	<i>Raphidocelis subcapitata</i>	Rsu	绿藻门	2
29	<i>Hevea brasiliensis</i>	Hb	大戟科橡胶树属	7	72	<i>Bathycoccus prasinos</i>	Bp	绿藻门	2
30	<i>Manihot esculenta</i>	Me	大戟科木薯属	6	73	<i>Ostreococcus tauri</i>	Ot	绿藻门	1
31	<i>Ricinus communis</i>	Rc	大戟科蓖麻属	4	74	<i>Volvox</i>	Vc	绿藻门	1
32	<i>Jatropha carcas</i>	Jc	大戟科麻风树属	4	75	<i>Micromonas pusilla</i>	Mp	绿藻门	1
33	<i>Gossypium hirsutum</i>	Gh	锦葵科棉属	8	76	<i>Auxenochlorella protothecoides</i>	Ap	绿藻门	1
34	<i>Gossypium arboreum</i>	Ga	锦葵科棉属	8	77	<i>Gonium pectorale</i>	Gp	绿藻门	1
35	<i>Gossypium raimondii</i>	Gr	锦葵科棉属	7	78	<i>Chlorella sorokiniana</i>	Cso	绿藻门	1
36	<i>Populus euphratica</i>	Pe	杨柳科杨属	8	79	<i>Helicosporidium</i>	He	绿藻门	1
37	<i>Populus trichocarpa</i>	Pt	杨柳科杨属	7	80	<i>Phaeodactylum tricorntutum</i>	PtCCAB	硅藻门	2
38	<i>Chenopodium quinoa</i>	Cq	藜科藜属	6	81	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	Es	褐藻门	2
39	<i>Spinacia oleracea</i>	So	藜科菠菜属	3					
40	<i>Beta vulgaris</i>	Bv	藜科甜菜属	3					
41	<i>Citrus sinensis</i>	Csi	芸香科柑橘属	4					
42	<i>Morus notabilis</i>	Mn	桑科桑属	4					
43	<i>Ziziphus jujuba</i>	Ju	鼠李科枣属	4					

2 结果与分析

2.1 OSCA1的系统发育分析 用NJ法对植物OSCA1进行系统发育分析,结果如图1所示。因亲源关系较远,其中基

部类群的绿藻门单独聚为一支,且与高等植物无支持率,在其物种内部发生了一次基因重复事件。通过对在绿藻门中分布的OSCA1的分析,可以看出,OSCA1是一类非常重要的

蛋白,它会发生多次重复事件,并且将保留每次迭代产生的新基因。苔藓植物小立碗藓(*Physcomitrella patens*)和蕨类植

物江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*)也都分别发生了基因重复事件。基因树与物种树大致相符。

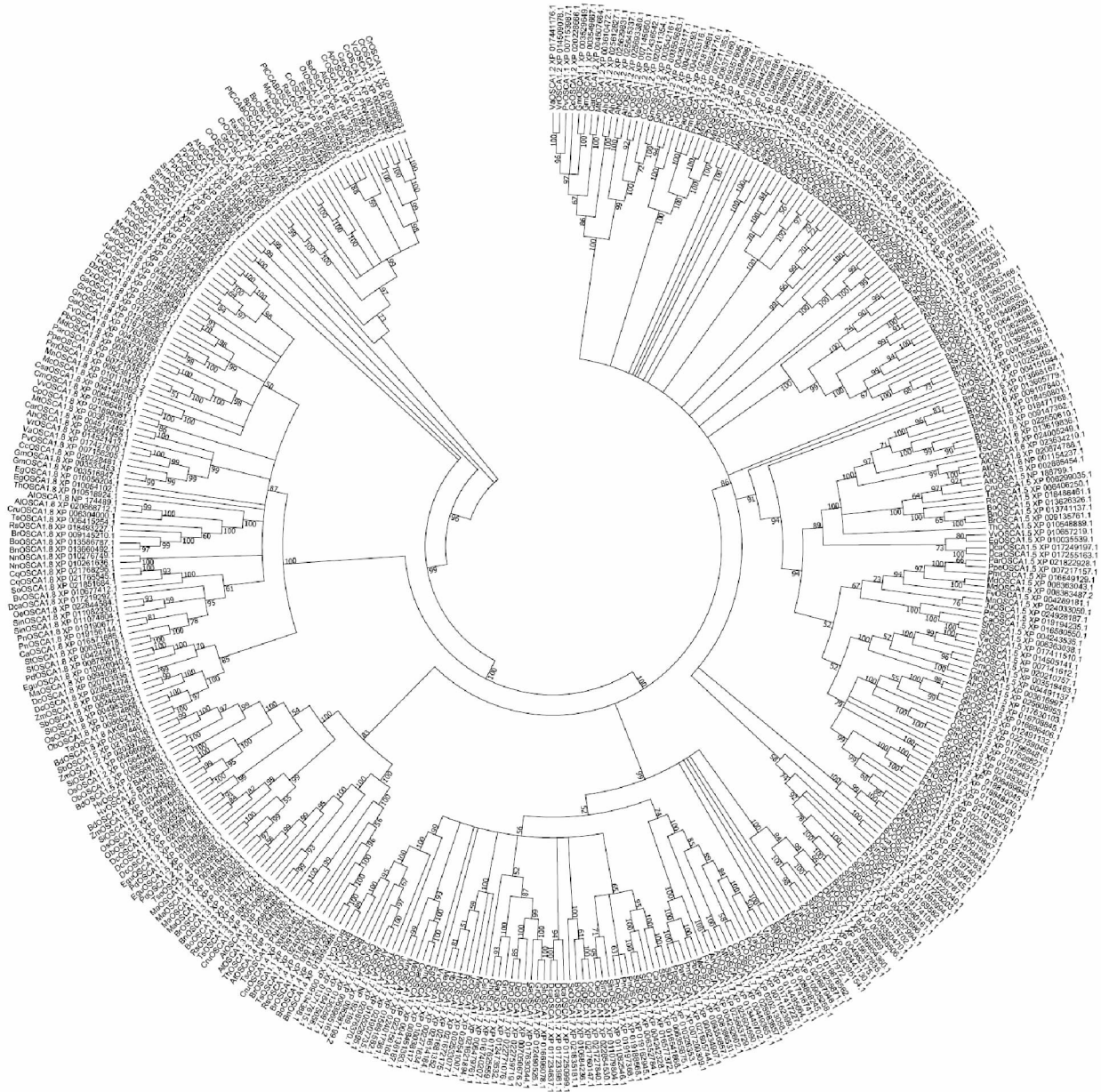


图1 植物 OSCA1 氨基酸序列的系统发育树(NJ 树)

Fig.1 Phylogenetic tree of analyzed OSCA1 amino acid sequences in plants(NJ tree)

用 MP 法对植物 OSCA1 进行系统发育分析,结果如图 2 所示。可以看出,OSCA1 在被子植物中广泛分布,分别有基因重复事件的发生,且在整个植物界只有一个大分支,这与 NJ 树的结果基本保持一致。

为更明显直观地分析植物 OSCA1 的系统发育关系,分别对 OSCA1.1~OSCA1.6、OSCA1.7 和 OSCA1.8 这三大分支进行进一步分析。

2.2 OSCA1.1~OSCA1.6 的系统发育分析 植物 OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3、OSCA1.4、OSCA1.5 和 OSCA1.6 的系统发育分析见图 3。OSCA1.2 和 OSCA1.5 在被子植物中广泛分布,数量不一,而 OSCA1.3、OSCA1.4 和 OSCA1.6 仅在真双子

叶植物的十字花科植物中分布。在单子叶植物的禾本科和棕榈科起源之前分别发生了一次基因重复事件。

OSCA1.2 在锦葵科棉属、杨柳科杨属以及十字花科萝卜与芸薹属起源之前分别发生了基因重复事件,在蔷薇科植物中,苹果(*Malus domestica*)和梨(*Pyrus bretschneideri*)发生了一次基因重复事件。OSCA1.5 在锦葵科棉属和杨柳科杨属起源之前分别发生了重复事件。OSCA1.6 仅在真双子叶植物的十字花科中有分布,其中,在芸薹属植物白菜(*Brassia rapa*)、欧洲油菜(*Brassica napus*)、甘蓝(*Brassica oleracea*)和萝卜(*Raphanus sativus*)起源之前发生了基因重复事件。

在十字花科起源之前发生了基因重复事件,其中OS-

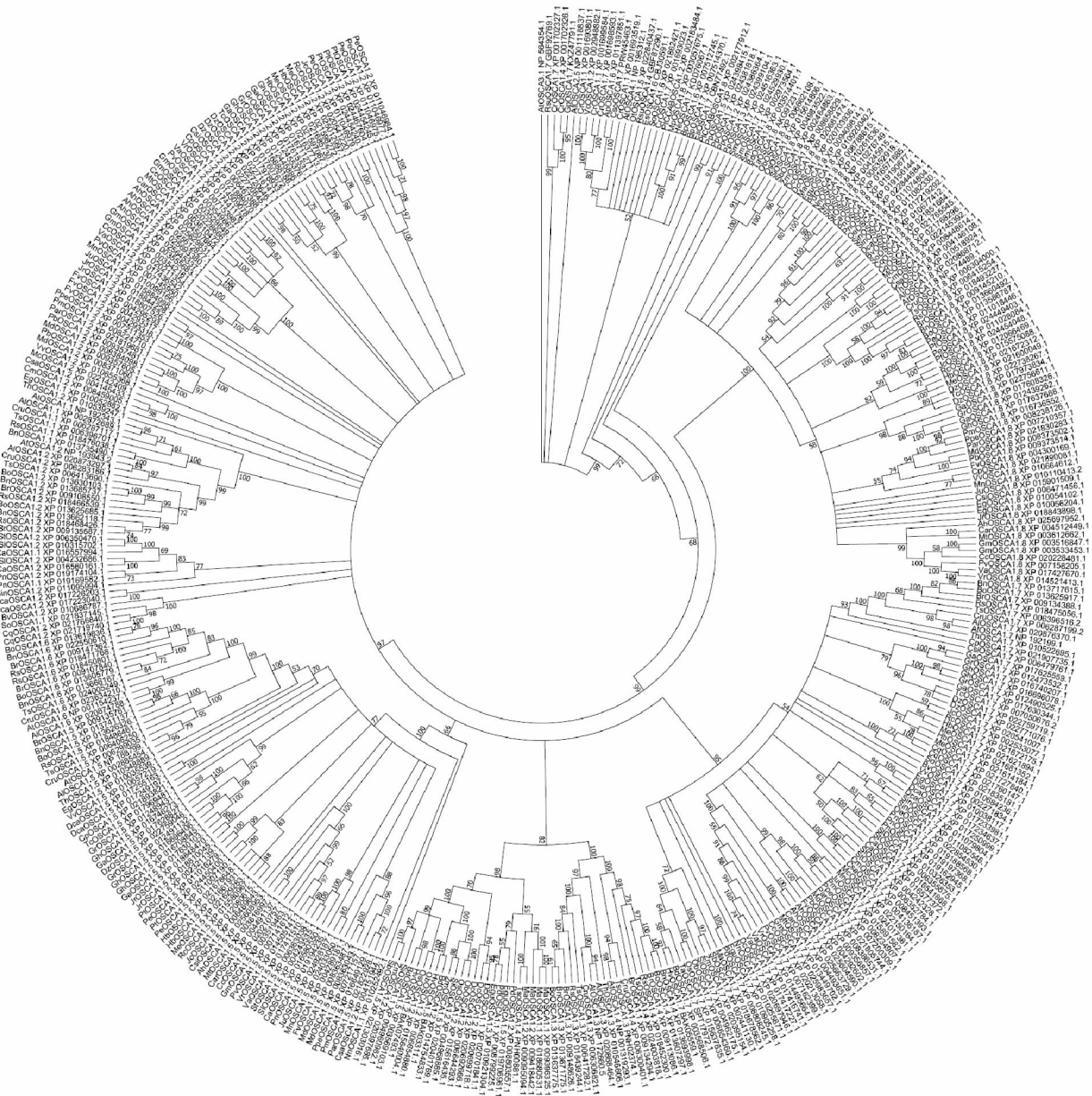


图2 植物 OSCA1 氨基酸序列的系统发育树 (MP 树)

Fig.2 Phylogenetic tree of analyzed OSCA1 amino acid sequences in plants(MP tree)

CA1.2 重复产生 OSCA1.1, OSCA1.5 重复产生 OSCA1.6, OSCA1.3 和 OSCA1.4 也来自于同一个祖先。OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3 和 OSCA1.4 这 4 个成员中, OSCA1.1 与 OSCA1.2、OSCA1.3 与 OSCA1.4 可能来自于一次重复事件, 它们可能都来源于 OSCA1.2。在菊分支和蔷薇分支分开之前发生了一次基因重复事件, 出现了 OSCA1.2 和 OSCA1.5 这两大分支, 在十字花科起源之前由 2 个成员演变为 6 个, 即 OSCA1.2 演变为 OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3 和 OSCA1.4, OSCA1.5 演变为 OSCA1.5 和 OSCA1.6。

2.3 OSCA1.7 的系统发育分析 植物 OSCA1.7 的系统发育分析见图 4。OSCA1.7 在被子植物中广泛分布。其中, 在真双子叶植物茄科、大戟科木薯属、锦葵科棉属起源之前分别发生了基因重复事件。藜科植物藜麦 (*Chenopodium quinoa*)、伞形科植物胡萝卜 (*Daucus carota*)、木棉科植物榴莲

(*Durio zibethinus*) 和豆科植物花生 (*Arachis hypogaea*) 中分别发生了一次基因重复事件。

2.4 OSCA1.8 的系统发育分析 植物 OSCA1.8 的系统发育分析见图 5。OSCA1.8 也在被子植物中广泛分布。其中, 在真双子叶植物杨柳科杨属起源之前发生了基因重复事件。在睡莲科植物莲 (*Nelumbo nucifera*) 和旋花科植物牵牛花 (*Pharbitis nil*) 中分别发生了一次基因重复事件。

3 讨论

OSCA1 编码植物叶片和根细胞膜中的蛋白质, 作为离子通道, 在干早期能够允许 Ca^{2+} 进入细胞。OSCA1 家族在功能上与拟南芥的渗透胁迫反应相关, 是植物渗透感受机制的重要成分。基因重复事件在进化过程中起重要作用, 为植物提供了丰富的遗传原料, 以应对环境胁迫机制的演变, 从而促进植物进化。通过对 82 个物种的 OSCA1 家族进行系统发

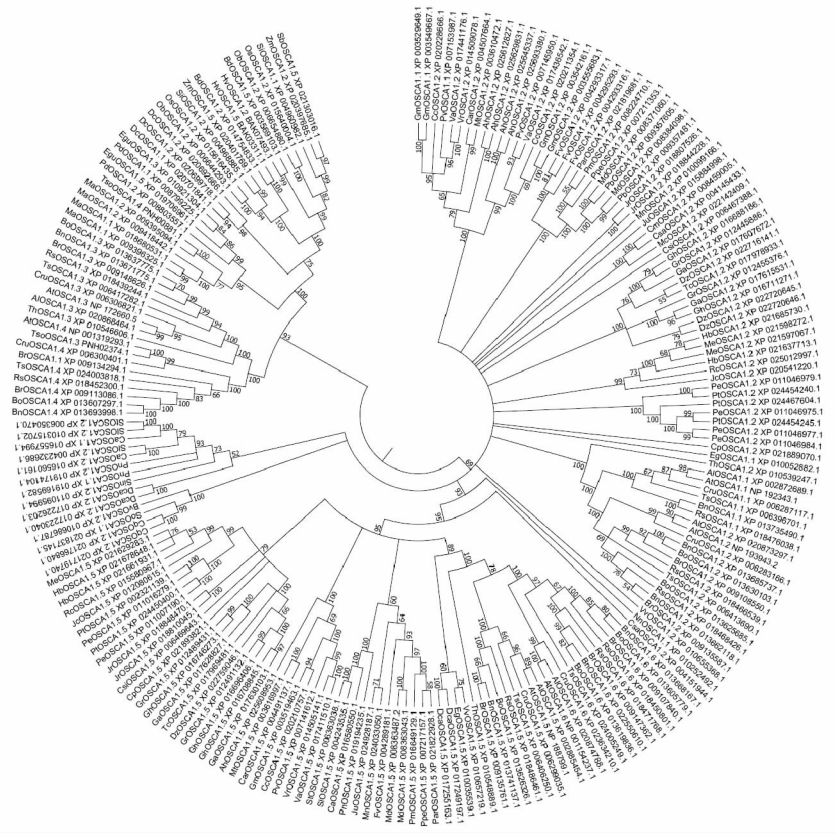


图3 植物 OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3、OSCA1.4、OSCA1.5 和 OSCA1.6 氨基酸序列的系统发育树

Fig.3 Phylogenetic tree of analyzed OSCA1.1、OSCA1.2、OSCA1.3、OSCA1.4、OSCA1.5 and OSCA1.6 amino acid sequences in plants

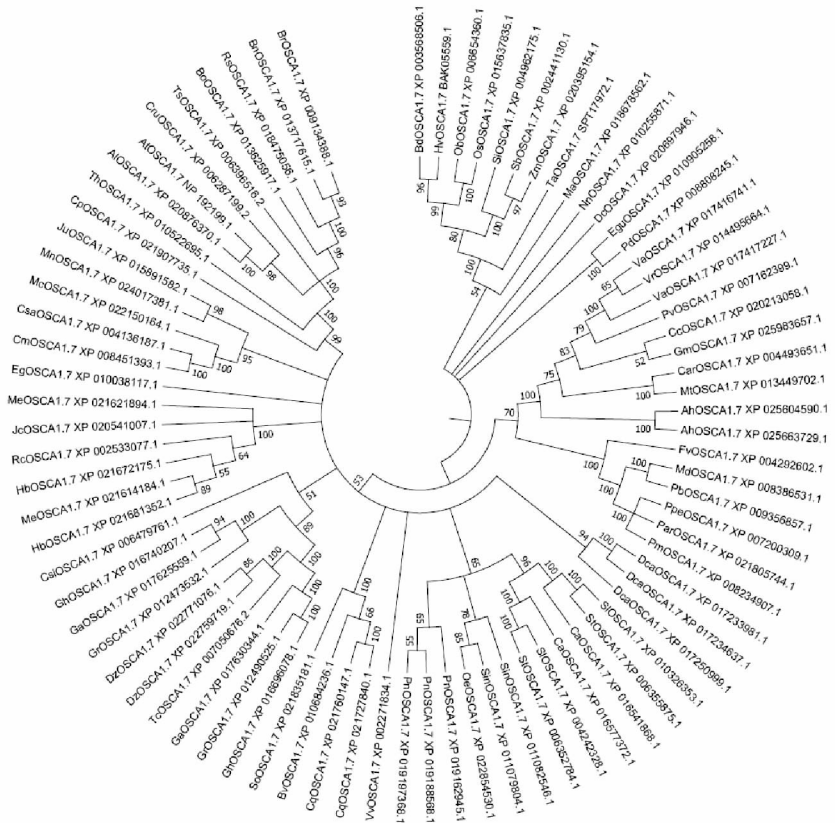


图4 植物 OSCA1.7 氨基酸序列的系统发育树

Fig.4 Phylogenetic tree of analyzed OSCA1.7 amino acid sequences in plants

育分析,可以得出在该家族的8个成员中均有基因重复事件的发生。

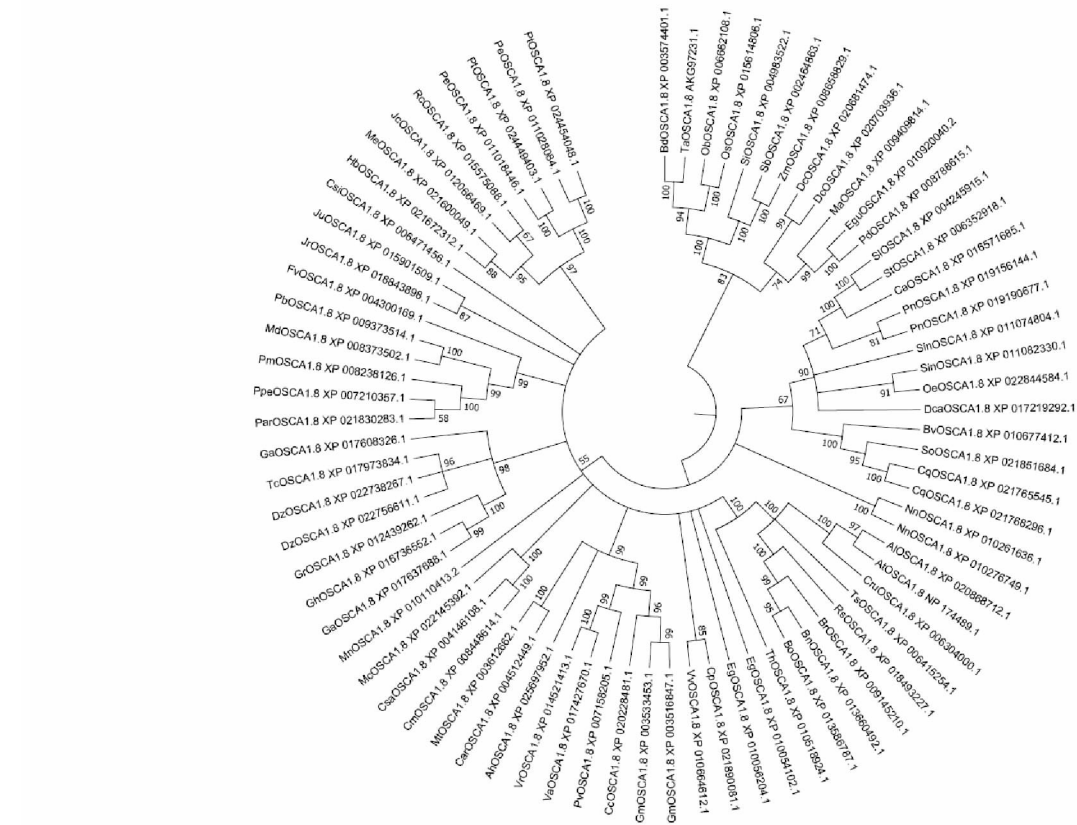


图5 植物 OSCA1.8 氨基酸序列的系统发育树

Fig.5 Phylogenetic tree of analyzed OSCA1.8 amino acid sequences in plants

OSCA1.1 与 OSCA1.2、OSCA1.3 与 OSCA1.4、OSCA1.5 与 OSCA1.6 两两之间分别聚为一支。OSCA1.1、OSCA1.3、OSCA1.4、OSCA1.6 仅在十字花科中分布,在十字花科起源之前发生了多个基因重复事件,其中,OSCA1.2 重复产生 OSCA1.1、OSCA1.5 重复产生 OSCA1.6,因此可以看作是十字花科起源之前的一次重复事件造成的 OSCA1.1 与 OSCA1.2、OSCA1.3 与 OSCA1.4、OSCA1.5 与 OSCA1.6 的基因重复。禾本科植物单独聚为一支,且位于基因树的基部,这可能与禾本科植物基因的快速进化有关。OSCA1.7 与 OSCA1.8 分别单独聚为一支。

从小立碗藓开始,整个高等植物中只有一支 OSCA1,且支持率都高达 100%。通过 OSCA1 各成员在植物中的分布情况以及相关基因重复事件的发生可以得出,OSCA1 在被子植物中可能最多有四大分支(即 OSCA1.2、OSCA1.5、OSCA1.7 和 OSCA1.8)。

古多倍化也称为全基因组加倍,是物种进化的重要机制之一,对物种进化有推动作用^[8-9]。全基因组加倍也可能对基因组的进化有推进作用^[10-11]。此前有研究表明,真双子叶植物的祖先在 115 百万~130 百万年前经历了一次全基因组三倍化事件^[12],此后十字花科植物经历了 2 次十字花科作物共有的加倍(brassicaceae common duplication,BCD),分别称为 BCD-β、BCD-α,随后萝卜与芸薹属作物共同经历了一次芸薹属全基因组三倍化^[13]。该研究中的基因重复事件可能

与这些全基因组加倍事件相关。

该研究通过对 82 个物种的 OSCA1 家族进行取样,结果表明,OSCA1 家族在藻类植物中已有分布,且其在低等到高等植物中的数量分布大致呈现递增趋势。

参考文献

- [1] GU X Y, WANG P, LIU Z, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the OSCA gene family in *Pyrus bretschneideri* [J]. Canadian journal of plant science, 2018, 98(4): 918-929.
- [2] 李建伟, 杨瑞凯, 贾博为, 等. 大豆基因组中 OSCA 基因家族的进化 and 表达分析 [J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(5): 589-599.
- [3] BERRIDGE M J, LIPP P, BOOTMAN M D. The versatility and universality of calcium signalling [J]. Nature reviews molecular cell biology, 2000, 1(1): 11-21.
- [4] KUDLA J, BATISTIĆ O, HASHIMOTO K. Calcium signals: The lead currency of plant information processing [J]. The plant cell, 2010, 22(3): 541-563.
- [5] BATISTIĆ O, KUDLA J. Analysis of calcium signaling pathways in plants [J]. Biochimica et biophysica acta, 2012, 1820(8): 1283-1293.
- [6] YUAN F, YANG H M, XUE Y, et al. OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis* [J]. Nature, 2014, 514(7522): 367-371.
- [7] HOU C C, TIAN W, KLEIST T, et al. DUF221 proteins are a family of osmosensitive calcium-permeable cation channels conserved across eukaryotes [J]. Cell research, 2014, 24: 632-635.
- [8] 季磊, 杨艳梅. 十字花科开花相关基因 SBP 进化的基因组信息学分析 [J/OL]. 分子植物育种, 2018-11-06 [2019-04-05]. <http://kns.cnki.net/kcmc/detail/46.1068.S.20181102.1644.008.html>.
- [9] JIAO Y N, LEEBENS-MACK J, AYYAMPALAYAM S, et al. A genome triplication associated with early diversification of the core eudicots [J]. Genome biology, 2012, 13(1): 1-14.

(下转第 17 页)

- 有机碳组分特征[J].生态学报,2017,36(5):1180-1187.
- [4] 肖焜.盐分对辽河口湿地土壤有机碳矿化的影响[D].沈阳:沈阳大学,2016.
- [5] 王纯,刘兴土,全川,等.水盐梯度对闽江河口湿地土壤有机碳组分的影 响[J].中国环境科学,2017,37(10):3919-3928.
- [6] 王志萍,曾从盛.氮输入对闽江河口湿地土壤有机碳矿化的影响[J].亚 热带资源与环境学报,2017,12(3):43-49.
- [7] 邹继承,潘根兴,杨恒山,等.不同土地利用方式对河滩砂质湿地土壤有 机碳在团聚体内分布和稳定性的影响[J].水土保持学报,2013,27(2): 228-233.
- [8] 吴江琪,马维伟,李广,等.尕斯库勒湿地沼泽化草甸中不同积水区土壤活性 有机碳含量[J].湿地科学,2017,15(1):137-143.
- [9] HUNGER S, CÖPNER A S, DRAKE H L, et al. Anaerobic trophic interac- tions of contrasting methane-emitting mire soils: Processes versus taxa[J]. FEMS Microbiol Ecology, 2015, 91: 1-14.
- [10] SCHMIDT M W I, TORN M S, ABIVEN S, et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property[J]. Nature, 2011, 478: 49-56.
- [11] CHAPMAN S K, PALANIVEL R U, LANGLEY J A. Soil carbon stability response to land-use and groundcover management in southern Appala- chian agroecosystems[J]. Soil Science society of America journal, 2012, 76(6): 2221-2229.
- [12] WU H P, ZENG G M, LIANG J, et al. Effect of early dry season induced by the Three Gorges Dam on the soil microbial biomass and bacterial community structure in the Dongting Lake wetland[J]. Ecological indica- tors, 2015, 53: 129-136.
- [13] ALLISON S D, WALLENSTEIN M D, BRADFORD M A. Soil-carbon re- sponse to warming dependent on microbial physiology[J]. Nature geosci- ence, 2010, 3: 336-340.
- [14] RINNAN R, BAATH E. Differential utilization of carbon substrates by bac- teria and fungi in tundra soil[J]. American society for microbiology, 2009, 75: 3611-3620.
- [15] 陈香碧,何寻阳,胡亚军,等.喀斯特典型生态系统土壤有机碳积累特 征与稳定机制[J].农业现代化研究,2018,39(6):907-915.
- [16] BAILEY V L, SMITH J L, BOLTON H. Fungal-to-bacterial ratios in soils in- vestigated for enhanced C sequestration[J]. Soil biology & biochemis- try, 2002, 34(7): 997-1007.
- [17] 亚历山大 M. 土壤微生物学导论[M]. 广西农学院农业微生物学教研 组,译.北京:科学技术出版社,1983.
- [18] FREY S D, ELLIOTT E T, PAUSTIAN K. Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agro-ecosystems along two cli- matic gradients[J]. Soil biology and biochemistry, 1999, 31: 573-585.
- [19] PORET A T, JI B M, ENGELHAUPT E, et al. Soil microbial biomass along a hydrologic gradient in a sub siding coastal bottomland forest: Implica- tions for future subsidence and sea-level rise[J]. Soil biology and bio- chemistry, 2007, 39: 641-645.
- [20] CHEN X B, SU Y R, HE X Y, et al. Soil bacterial community composition and diversity respond to cultivation in Karstecosystems[J]. World journal of microbiology and biotechnology, 2012, 28(1): 205-213.
- [21] ZHU H H, HE X Y, WANG K L, et al. Interactions of vegetation succes- sion, soil bio-chemical properties and microbial communities in a Karst e- cosystem[J]. European journal of soil biology, 2012, 51: 1-7.
- [22] 靳振江,汤华峰,李敏,等.典型岩溶土壤微生物丰度与多样性及其对 碳循环的指示意义[J].环境科学,2014,35(11):4284-4290.
- [23] 王娟.稻田土壤碳氮转化与微生物群落结构及活性之间的联系机制 [D].杭州:浙江大学,2015.
- [24] GAVAZOV K S. Dynamics of alpine plant litter decomposition in a chang- ing climate[J]. Plant soil, 2010, 337: 19-32.
- [25] 夏品华,寇永珍,喻理飞.喀斯特高原退化湿地草甸土壤微生物群落落 源代谢活性研究[J].环境科学学报,2015,35(8):2549-2555.
- [26] 隋心,张荣涛,杨立宾,等.三江平原不同类型小叶章湿地土壤细菌群 落功能多样性[J].环境科学研究,2016,29(10):1479-1486.
- [27] ZHOU J B, LI S Q. Soil microbial biomass nitrogen and its significance in dryland[M]//LI S X. Soil and plant nitrogen in dryland areas of China. Beijing: Science Press, 2008: 138-187.
- [28] 吴金水,林启美,黄巧云,等.土壤微生物量测定方法及其应用[M].北 京:气象出版社,2006.
- [29] 李艳琼,沈育伊,黄玉清,等.桂林会仙喀斯特湿地不同植物群落土壤 养分分布差异与微生物活性特征[J].生态科学,2018,37(4):24-34.
- [30] 吴金水.土壤有机质及其周转动力学[M]//何电源.中国南方土壤肥 力与栽培作物施肥.北京:科学出版社,1994.
- [31] 毛海芳,何江,吕吕伟,等.沉积物中微生物量与有机碳形态的相关性 研究[J].农业环境科学学报,2010,29(12):2406-2412.
- [32] 徐小锋,宋长春,宋霞,等.湿地根际土壤矿化及相关酶活性分异特 征[J].生态环境,2004,13(1):40-42.
- [33] 周礼恺.土壤酶学[M].北京:科学出版社,1987:228-270.
- [34] 贺灵.北方泥炭沼泽土壤酶活性对水热条件变化的响应及其意义;以 小兴安岭地区为例[D].武汉:中国地质大学,2010.
- [35] PINSONNEAULT A J, MOORE T R, ROULET N T. Temperature the dom- inant control on the enzyme-latch across a range of temperate peatland types[J]. Soil Biol Biochem, 2016, 97: 121-130.
- [36] 万志梅,宋长春.三江平原小叶章湿地土壤酶活性的季节动态[J].生 态环境学报,2010,19(5):1215-1220.
- [37] XU X F, SONG C C, SONG X, et al. Carbon mineralization and the related enzyme activity of soil in wetland[J]. Ecology and environment, 2004, 13 (1): 40-42.
- [38] 陆坚,杜丽琴,庞浩,等.高塘土壤微生物宏基因组文库的构建及 β -葡 萄糖苷酶基因鉴定[J].基因组学与应用生物学,2013,32(1):30-35.
- [39] SCHIMEL J P, WEINTRAUB M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model [J]. Soil biology and biochemistry, 2003, 35: 549-563.
- [40] 刘珊珊,王芬,张兴华,等.放牧干扰对岷江上游山地森林一干旱河 交错带土壤微生物量及呼吸熵的影响[J].水土保持通报,2014,34 (2):63-68.
- [41] 宋长春,王毅勇,闫百兴,等.沼泽湿地垦植前后土壤温度变化及其土 壤热状况的影响[J].应用生态学报,2005,16(1):88-92.
- [42] JANZEN H H, CAMPBELL C A, BRANDT S A, et al. Light-fraction organ- ic matter in soils from long-term crop rotations[J]. Soil Sci Soc Am J, 1992, 56: 1799-1806.
- [43] WANG H, XU W H, HU G Q, et al. The priming effect of soluble carbon inputs in organic and mineral soils from a temperate forest[J]. Oecologia, 2015, 178(4): 1239-1250.
- [44] 吴东梅,郭剑芬,张政,等.DOM 对米槠次生林不同土层土壤微生物呼 吸及其熵值的影响[J].生态学报,2018,38(11):3806-3815.
- [45] 张浩,吕茂奎,江军,等.侵蚀红壤区植被恢复对表层与深层土壤有机 碳矿化的影响[J].水土保持学报,2016,30(1):244-314.
- [46] LI C H, YAN K, TANG L S, et al. Change in deep soil microbial communi- ties due to long-term fertilization[J]. Soil biology and biochemistry, 2014, 75: 264-272.
- [47] MOSCATELLI M C, LAGOMARSINO A, MARINARI S, et al. Soil micro- bial indices as bioindicators of environmental changes in a poplar planta- tion[J]. Ecological indicators, 2005, 5(3): 171-179.
- [48] KAISER K, KALBITZ K. Cycling downwards-dissolved organic matter in soils[J]. Soil biology and biochemistry, 2012, 52(8): 29-32.

(上接第6页)

- [10] JIAO Y N, WICKETT N J, AYYAMPALAYAM S, et al. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms[J]. Nature, 2011, 473(7345): 97-100.
- [11] SOLTIS D E, VISGER C J, MARCHANT D B, et al. Polyploidy: Pitfalls and paths to a paradigm[J]. American journal of botany, 2016, 103(7): 1146-1166.
- [12] DENOEUDE F, CARRETERO-PAULET L, DEREEPER A, et al. The coffee genome provides insight into the convergent evolution of caffeine biosyn- thesis[J]. Science, 2014, 345(6201): 1181-1184.
- [13] MURAT F, LOUIS A, MAUMUS F, et al. Understanding Brassicaceae evo- lution through ancestral genome reconstruction[J]. Genome biology, 2016, 16: 1-17.