

激素对水生植物生理生态的影响及其应用

柯学莎^{1,2}, 李 伟^{1,*}

(1. 中国科学院武汉植物园水生植物生物学实验室, 武汉 430074; 2. 长江水利委员会勘测规划设计院环境公司, 武汉 430010)

摘要:激素代谢是植物传导信号和调节生长发育的重要途径。陆地植物五大类激素在水生植物中也有分布, 尽管近年来环境污染导致水生植物衰退的问题日益得到重视, 但水生植物激素的研究和应用却远滞后于陆生植物。在总结了近年来激素类物质在水生植物中的研究成果, 分别从激素的种类、激素的生理生态作用、激素生物合成的途径及作用的部位和机制、激素之间的相互作用、激素类物质在实验和实践上的应用等进行了全面阐述, 指出了水生植物激素生理生态学研究的发展方向, 从利用激素类物质诱导水生植物抗性的表达, 提高抗逆性, 恢复水生植被, 以及研究和开发适于水生植物生产和管理的生长调节剂等方面, 就水生植物激素的进一步研究和应用进行了探讨。

关键词:激素类物质; 水生植物; 生理生态; 抗逆性

文章编号: 1000-0933(2006)05-1542-08 中图分类号: Q948.8 文献标识码: A

Hormones and aquatic plants: physiology, ecology and utilization

KE Xue-Sha^{1,2}, LI Wei^{1,*} (1. Laboratory of Aquatic Plant Biology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. Changjiang Institute of Survey Planning Design and Research, Changjiang Water Resources Commission, Wuhan 430010, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1542 - 1549.

Abstract: Plant hormone metabolism provides plants with a means by which they can transduce signals and adjust growth and development. Although the role of plant hormones on the growth and development of terrestrial angiosperms is well established, little is known about them aquatic plants. This paper reviewed recent researches on hormones in aquatic plants, including hormone diversity, ecophysiological role, biosynthesis pathway, target site, action mechanism and their interaction with each other. Five classical hormones (IAA, GAs, CTKs, ABA and ethylene) have been proved commonly to exist in aquatic plants as well as terrestrial plants except that *Potamogeton pectinatus* does not produce ethylene. These hormones play some different physiological roles in aquatic plant form land plant. They take active roles in eliciting the structural differentiation in aquatic plants. ABA induces the formation of aerial leaves while CTKs and GAs favor the formation of submerged ones. Asexual propagules, including turions and tubers, are induced. In pathway, C₃-like trait may be replaced by C₄-like trait under the control of hormones. The role of ethylene in aquatic plants is prominent and different from that in terrestrial plants. As ethylene diffuses more slowly in water than in air, higher concentration of ethylene accumulate in aquatic plants, thereby inducing shoot elongation. Research on the biosynthesis pathway, mechanism of action and interaction among types of hormones is limited in aquatic plants, but may be more complex than in terrestrial plants. Moreover, hormones have been proved useful for restoration of native species or management of exotic aquatic plants although their application is limited to small areas at present. To promote their study in the laboratory and

基金项目:中国科学院知识创新创新工程重要方向资助项目(KSCX2-1-10); 国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB412300); 国家“十五”重大科技专项资助项目(2002AA601021); 中国科学院武汉植物园主任基金资助项目

收稿日期: 2005-04-29; 修订日期: 2006-01-19

作者简介: 柯学莎(1970~), 女, 湖北武穴人, 博士生, 主要从事水生植物生理生态学研究. E-mail: xueshak@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liwei@rose.whiob.ac.cn

Foundation item: The project was supported by the Innovation Key project of CAS (No. KSCX2-1-10), The State Key Basic Research and Development Plan of China (No. 2002CB412300), National 863 project of China (No. 2002AA601021), and WBG Director Fund

Received date: 2005-04-29; Accepted date: 2006-01-19

Biography: KE Xue-Sha, Ph. D. candidate, maily engaged in aquatic plant ecophysiology. E-mail: xueshak@yahoo.com.cn

practical use in management, we suggest new fields for research and use in future, including (1) discovering new effective plant growth regulators for aquatic plants and (2) restoration of aquatic plants by the induction of stress resistant gene expression under hormone control.

Key words: hormone; aquatic plant; ecophysiology; stress resistance

植物与动物不同,不能通过运动来逃避不良环境,必须依赖于其他的适应性策略,其中激素起着重要的调节作用。虽然植物体内激素含量很低,但却是调节植物生长和发育的重要物质,其微量的改变就能引起植物形态和生理的显著变化。

水生植物作为水生生态系统的初级生产力,在水生态系统中具有不可替代的地位和作用。水生植物具有特殊的栖息环境——水,无性繁殖为主的繁殖方式,以及对水环境变化表现出的敏感性等特点,近年来由于水体富营养化带来了一系列的环境问题,并严重影响了水体的经济价值,恢复水生植物尤其是恢复沉水植物目前已成为治理富营养化的重要手段,并得到了密切关注。水生植物激素作用机理的研究和应用,可以为水生植物的生态恢复提供指导。

本文总结了近年来激素类物质对水生植物的影响及实践应用等方面的研究成果,同时探讨了今后研究和应用的方向,旨在推动水生植物的激素生理生态研究,更好地利用激素服务于水生植物的生产实践。

1 激素类物质影响水生植物生长和发育的研究进展

与陆生植物相比,水生植物激素的研究和应用较为滞后^[1,2],涉及水生植物激素的研究方面的论文较少,研究内容不外乎以下几方面:激素的种类、激素的生理生态作用、激素生物合成的途径、作用机理、激素之间的相互作用等。

1.1 激素的种类

现公认的陆地植物激素主要有五大类:生长素类,赤霉素类,细胞分裂素类,脱落酸类和乙烯。生长素类激素中在高等植物中分布较广的是 3-吲哚乙酸(IAA),它能促进细胞伸长和分裂,促进插枝生根等。赤霉素(GA)有许多种,常见的有 GA₁ 和 GA₃,主要作用是促进细胞的伸长和打破种子的休眠。细胞分裂素(CTKs)是促进细胞分裂的物质,有玉米素(ZA)、玉米素核苷(ZAP)和异戊烯基腺苷(2ip)等。脱落酸(ABA)是一种抑制植物生长发育的物质,它促进脱落和衰老,促进休眠。乙烯(C₂H₄)也是一种植物生长和发育的重要调节剂,促进果实成熟、脱落和衰老等,虽然低浓度乙烯的生理作用早在 100 年前人类就认识到,但直到 1934 年才由 Gane 确定乙烯为一种代谢产物。除了植物体内天然存在的激素外,现在人工合成了许多具有调节植物生长发育的化学物质,通常称为生长调节剂,如生长素类的有萘乙酸(NAA)、吲哚丁酸(IBA)等,细胞分裂素有人工合成的有激动素(KT)和 N₆-苄基腺嘌呤(BA)等。为叙述方便,本文将植物体产生的激素和人工合成的生长调节剂统称为激素。

除了篦齿眼子菜缺少乙烯这种激素外,目前证实这五类激素同样也存在于绝大多数水生植物中,没有在水生植物中发现有新的激素种类。

1.2 激素的生理生态作用

与陆水植物相比,水生植物中激素的生理作用既有类似,又有不同。不论是离体培养,还是对整株植物的生长和发育上,激素对水生植物的生理作用与陆生植物存在诸多类似。激素对水生植物离体叶的希尔活力(Hill activity)也有增加,但弱于对陆地植物;相反,脱落酸或乙烯抑制水生植物和陆生植物的离体叶的希尔活力的增加^[3]。激素对水生植物的体外培养也是必要的,而且作用非常相似于对陆地植物^[4]。例如在菱角(*Trapa spp.*)的组织培养中发现:生长素促进不定根的形成,细胞分裂素和 GA 促进茎叶的伸长,ABA 促进叶等器官的衰老等^[5,6]。在 10 μ mol/L 浓度时,细胞分裂素 2ip 和 BA 能促进海草(*Halophila decipiens*)茎的生长,但用生长素 IAA 或 IBA 或 NAA 处理时茎的生长未得到提高^[7]。同样,Kane 等指出一种隐棒花属植物(*Cryptocoryme wendtii*)在仅含一种激素 BA 时,侧枝分化率最大,是对照的 7 倍^[8];而在有 IAA 时分化较少甚至

受到抑制^[5]。Li 等也指出,在含 IAA 和 BAP 的基质中,90%的 *Spartina patens* 培养株能分化出芽^[9];后转入含 IBA 的培养基中培养,能分化出根来。分布在东南亚的深水稻(*Oryza sativa*),生长发育需水量多且耐深水,水深达 7m 时还能正常生长^[10],用 GA 处理深水稻时,与对照相比,细胞长度增加了 3~4 倍,节间由 10mm 伸长至 35mm^[6]。

由于栖息环境的特殊性,水生植物的器官分化上不同于陆生植物,如能形成休眠体,具有异形叶(即水上和水下叶的形态解剖特点显著不同)等,这与激素在水生植物器官的分化上有特殊的作用是分不开的。低浓度的 ABA 促进紫萍(*Spirodela polyrrhiza*)休眠体的生成^[11]。虽然 ABA 一直被认为是植物的应激激素,但 ABA 能诱导 *Potamogeton nodosus*、苹(*Marsilea quadrifolia*)和 *Ranunculus flabellarist* 等具异形叶的物种在沉水时产生气生叶,而一般情况下气生叶仅在水生植物露出水面时才产生^[12,13]。生活在纳米比亚的还魂草 *Chamaeigigas intrepidus* 是一种个体很小的水生植物,在水分充足时它生长得很好,且也有沉水叶和气生叶的分化。当旱季来临时,体内 ABA 含量的迅速增加(可多达 20 倍),增强了抗旱性,从而使它能忍受长达 8 个月之久的干旱^[14]。激素还能影响水生植物的光合特征,莎草(*Eleocharis vivipara*)在 5 $\mu\text{mol/L}$ ABA 预处理后,沉水培养时也能出现在挺水时才有的花环结构(Kranz anatomy),光合作用途径由 C_3 变为 C_4 ^[15]。

在激素对水生植物的作用方面,目前争议较大的是乙烯。乙烯是唯一的气体激素,曾被认为是所有高等植物正常生长和发育的必需的激素。虽然大多数水生植物和陆生植物一样能产生乙烯^[16-20],但自从 Summers 等发现篦齿眼子菜不含乙烯以来^[21],这种观点受到了质疑。Osborne 等在 1977 年就开始报道乙烯对水生植物的作用非常不同于对陆生植物^[22]。乙烯抑制大多数陆生植物茎的伸长,截然不同的是,它促进水生植物茎的伸长^[16-18,23]。这种伸长主要是细胞伸长的结果,而不是细胞分裂引起的^[24]。Roberts 和 Hooley 认为在陆生植物生长发育中,同其它 4 类激素相比,乙烯无足轻重^[25]。但对于水生植物,乙烯有时起到了关键性的作用,尤其有助于植物避开沉水胁迫^[26]。尽管篦齿眼子菜不能合成乙烯,但施加外源乙烯仍有一定生理作用,能刺激叶的伸长和根原基的形成,尽管对茎的促伸长作用不明显^[22]。也有人认为水生植物和陆地植物在乙烯的生成上无显著差异^[1],并且都能诱导不论是陆生植物或水生植物离体成熟叶的衰老^[23]。

综上所述,激素对水生植物的作用有类似于对陆生植物的作用,但在有些方面,水生植物的激素作用有又特殊性。目前已有的研究主要集中在乙烯和 ABA 对水生植物的作用上,解释了一些水生植物的生态学问题。而对 IAA、CTKs 和 GA 在水生植物的作用研究甚少,有些现象目前还没有合理解释(例如 IAA 促进水生植物茎伸长的效果不明显,或仅使侧枝伸长而主枝不伸长等)。

1.3 激素生物合成的途径及运输

与陆地植物一样,多数水生植物体内 IAA 合成也有两条途径,即色氨酸途径和非色氨酸途径。浮萍(*Lemna gibba*)在低温时(15 $^{\circ}\text{C}$)色氨酸合成途径被激活,在高温时(30 $^{\circ}\text{C}$)主要以非色氨酸途径合成 IAA;低温诱导产生休眠体,说明休眠体的形成与 IAA 合成途径有关^[27]。ABA 的前体是类胡萝卜素。乙烯的合成主要是由 ACC 合成酶和 ACC 氧化酶实现的,这在篦齿眼子菜中再一次得到证实^[21]。篦齿眼子菜是迄今发现的唯一不能体内合成乙烯的维管束植物。Summers 等指出篦齿眼子菜不能合成乙烯的原因:虽然篦齿眼子菜体内有乙烯的前体氨基环丙烷羧(ACC),但缺乏 ACC 氧化酶,而乙烯是 ACC 氧化酶氧化 ACC 而来的。同时他们指出 ACC 氧化酶缺乏的原因,要么是编码 ACC 氧化酶的基因缺失或突变,要么是转录或后转录过程受阻。

激素主要通过维管束运输。水生植物适应水环境,维管束结构不发达,因此激素在维管束的运输速度应小于陆生植物,但很少有此方面的研究。乙烯作为气体激素,它在水里的扩散速度仅为大气里的万分之一。在假定乙烯释放量不变的情况下,1h 内植物体内的乙烯含量能增加 10 倍^[28]。

1.4 激素的作用方式及作用机理

激素在生物体内的作用方式和机理是当今研究的热点。激素作用的实现主要通过以下两种方式:(1)激素浓度的改变。(2)作用部位对激素敏感性的改变。所有激素都能通过浓度变化调节水生植物的生理活动,前面已介绍乙烯含量的增加刺激茎的伸长。这两种方式也可同时存在,例如 GA 诱导 *Rumex palustris* 和深水

稻茎的伸长,水深增加时不仅 GA 合成增加,而且对 GA 的敏感性增强^[29, 30]。

许多科学家认为在分析激素作用方式的时候,除了关注激素水平的同时,还应分析激素的更新率。浮萍是一种很好的分析环境和生长素代谢相互作用的模式材料^[31, 32]。Rapparini 等发现与某些陆生植物的器官(玉米的胚和西红柿的叶)一样,完整植株浮萍的 IAA 更新率 IAA_{t_{1/2}}(更新一半 IAA 所需的时间)也在 1~10h 之间,有趣的是,他们还发现 25℃时 IAA_{t_{1/2}}最大,比 10h 5℃、10℃、15℃、20℃、30℃和 35℃时都大,说明此温度时 IAA 很稳定,而 25℃是实验室培养浮萍的最适生长温度^[27]。

激素还通过调节水生植物的新陈代谢而发挥作用。如用 ABA 处理紫萍后,肌醇(inositol)增加,2d 后达到最高水平^[33]。

水生植物激素作用机理的研究,目前已深入到了分子水平、基因水平。植物激素的作用通常可分为 3 个连续的阶段,即信号的感受、信号的传导和最终的调控。激素信号的感受是指细胞中的受体位点对激素分子的识别。大部分的植物激素结合蛋白是激素的受体,具有感知和接受信号的功能。目前关于生长素结合蛋白(ABP)的研究较为详尽,水生植物中也证实了生长素结合蛋白的存在。在无氧培养 2h 后,篦齿眼子菜的 IAA 受体蛋白仍存留在细胞膜上,而水稻胚芽鞘高亲和力的 IAA 受体蛋白消失,尽管缺氧也促进了水稻胚芽鞘的伸长^[34, 35]。在水生植物激素作用的信号传导方面,目前也有少量研究成果,ABA 调控异形叶水生植物的形态建成中,按照调控的等级分为对 ABA 的原初反应和次生反应^[36]。尽管在调控异形叶的多个信号传导途径中,ABA 只调节其中一部分的途径^[37]。乙烯促进 *Rumex palustris* 叶柄伸长时信号不是通过一条路线传递的,而至少通过以下 3 条平行的路线传递:(1)H⁺ 从细胞膜流出导致非原质体酸化;(2)乙烯作用于靶基因 *RpEXPAL*, 促使转录和翻译;(3)引起 ABA,GA 和 IAA 的含量的改变^[23, 38]。在水生植物激素对基因表达的调控上,有研究表明,ABA 正调控 *Lemna gibba* L. G-3 的 NPR 基因,与光敏色素的调控作用相反^[11]。在蛋白质转录水平上,用 GA 处理深水稻 4~7h 后 DNA 合成增加,诱导蛋白质 RPA1 (an ortholog of replication protein) 的表达,从而促进茎的伸长,并且确定 GA 作用部位是位于节间的居间分生组织^[6]。现已建立了 *Rumex palustris* 的乙烯受体蛋白 cDNA 文库,证实乙烯能诱导 *RP-ERS1* 基因的表达,增加乙烯受体的数量^[24, 39]。另外,研究也证实,IAA 促进 *Rumex palustris* 基因 *RpEXPAL* 在沉水时转录,且这种促进作用不依赖于乙烯。基因 *RpEXPAL* 的产物是棒曲霉素(expansin),而棒曲霉素是增加细胞壁伸展性的一种极重要的蛋白质^[38]。沉水胁迫时棒曲霉素的 mRNA 转录在深水稻是由 GA 调控的,而在 *Rumex palustris* 和 *Regnellidium diphyllum* 这两种水生植物中却是由乙烯和 IAA 调控的^[38, 40, 41]。

尽管在分子水平上认识激素作用机理的过程尚处于起步阶段,但水生植物的激素研究为酸生长学说(酸性溶液和 IAA 都能引起细胞壁环境的酸化和疏松,从而使细胞伸长)提供了一定的证据。暗培养篦齿眼子菜的块茎在缺氧时茎伸长较快,这是因为缺氧导致较多 CO₂ 的释放从而降低了培养液的 pH 值。IAA 不仅能诱导缺氧下的这种伸长也能引起有氧条件下的茎的伸长。这是因为 IAA 诱导细胞中的 H⁺ 外泌,同样地促进了细胞伸长^[35]。GA 没有显著的作用,但是 ABA 抑制这种伸长,原因目前还不清楚。弄清 ABA 抑制伸长的机理将有助于丰富和发展酸生长理论。

1.5 激素之间的相互作用

研究表明,激素并不是单独发挥作用的,而是在各种激素的共同作用下调节植物的生长发育。激素之间如 CTks、GA 与 ABA、乙烯有拮抗作用。ABA 处理紫萍时编码过氧化物酶的 mRNA 水平迅速增加,CTks 能抑制这种增加^[33]。Jana 等证实激动素和脱落酸能抑制或促进乙烯在诱导篦齿眼子菜、美洲苦草(*Vallisneria americana*)和黑藻(*Hydrilla verticillata*)叶衰老中的作用^[1]。浮萍的生长会完全受到 ABA 的抑制,这是因为 ABA 阻止了遗传物质 DNA 和 RNA 合成中对 P 的利用,显示出它通过核酸代谢与其它激素的相互作用,而 BA 能阻止 ABA 的这种伤害^[42]。Musgrave 等关于马齿苋的研究(*Callitriche platycarpa*)和 Raskin 等年关于深水稻的研究都发现乙烯促进茎伸长时需依赖于 GA,而 GA 促进茎伸长却不需依赖于乙烯^[16, 43]。乙烯增加了茎的节间对 GA 的敏感性,部分程度地减少了强拮抗 GA 的 ABA 的含量,最终在 GA 作用下节间得到了伸长^[6]。而

Voesenek 等认为 *Rumex palustris* 受到沉水胁迫时茎迅速伸长,这种伸长可能是乙烯、GA、IAA 和 ABA 共同调节的结果,应用乙烯抑制剂 AgNO_3 后,伸长反应完全被终止,表明乙烯在调节中具有重要的作用^[26];在此过程中,乙烯和 GA 或乙烯和 ABA 间的关系和地位较明确,但 IAA 和乙烯的联系尚未确定。IAA 可能启动茎的生长,而 GA 能维持长期的快速生长^[44]。另外,与陆生植物一样,在植物衰老时会出现多种激素,且调节乙烯产量。

激素之间是相互作用的,因而要求在研究激素作用时,不能将一种激素与其他激素孤立开来,否则会妨碍得出正确结果,当然,这也给我们的研究增加了困难。

2 激素类物质在水生植物生产和管理上的应用

2.1 作为生长促进剂,提高有益水生植物的成活率和促进生长。

为了快速获得一批实验材料,或者提高不易繁殖的水生植物的植株数量,往往需要利用体外培养的方法。与陆地植物的体外培养一样,水生植物的激素种类和浓度及作用基本一致。水生植物的种子,大多种皮坚硬,休眠期长,萌发有一定的困难;水生植物环境不稳定,易受水流、风浪和水体动物等的干扰,尽早定根对水生植物的生存是非常重要的,激素类物质则可以打破休眠、促进生根,从而提高成活率和促进生长。

由于水生植物生长环境特殊,加之水生植物的激素研究和应用远落后于陆生植物,激素类物质在促进水生植物生长方面的作用未得到应有的重视,相关技术还不完备,但随着恢复水生植物工作的进展和深入,激素类物质在促进水生植物的生长上将会有更大的应用价值。

2.2 作为生长抑制剂,控制有害水生植物的生长。

有时水生植物大量繁殖,堵塞河道,以及细菌分解水生植物时分泌的毒素导致渔业损失惨重而成为公害;外来入侵水生植物具备繁殖力强和适应性强的特点,能迅速大面积占领池塘、湖泊和河流,严重妨碍本土水生植物的生长,也影响渔业和水上运输业和旅游业的发展,因此,必要时需要对水生植物进行控制。在美国,控制菹草(*Potamogeton crispus*)、穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、黑藻甚至篦齿眼子菜的过量生长成为水生植物学家研究的重要课题之一,有关论文主要在美国的 *Journal of Aquatic Plant Management* 和 *Plant Growth Regulator* 两种杂志上发表。虽然目前主要用非激素类除草剂来控制它们,但是由于缺乏选择性、长期留存在底泥带来未期的结果,使用有一定的局限性。而某些人工合成的生长调节剂,虽然在少量的情况下,有刺激生长的作用,但用量稍高时,会破坏植物的生理过程,使植物死亡,而且一些生长调节剂有选择性,能专一地杀死有害植物,并且容易降解和具有低毒性的特点,因此,开发和研究生长调节剂作为有害水生植物的除草剂具有广泛的前景。目前我国湖泊水体富营养化程度高,这方面的问题相对较小,但控制外来入侵物种的蔓延(如水葫芦)已成为我国管理水生植物的一大难题。因此在我国利用生长调节剂控制有害水生植物也有一定的现实意义。

研究和应用生长调节剂的工作重点是种类、浓度、处理时间及处理时长的确定^[45-47]。生长调节剂作为抑制剂在陆地植物得到广泛的应用后,Lembi 1988 年首次提出利用生长调节剂来控制黑藻和狐尾藻的过度生长*。一些水生植物的危害性表现在纵向快速生长,以至于占据整个水面,因此控制这类水生植物的关键是减少纵向生长速率。氟草磺(Mefluidide)是普遍认可的一种生长调节剂^[29],它能抑制茎的伸长和花的形成,增加根的长度^[48,49],现已广泛地应用于陆地植物的管理上。同时,由于它具备以下几个优点:易被茎和叶快速吸收,在土壤里迅速分解,对哺乳动物和鱼类伤害少,因而有可能将它作为水生植物的生长调节剂。Liu 等 1999 年评估了氟草磺对黑藻和狐尾藻的调节能力,发现它的确对水生植物有效;相比之下,对狐尾藻作用更明显,低浓度(0.5 mg/L)和短接触(7~14d)下能维持 28d 的抑制作用^[50]。赤霉素合成抑制剂也能有效地抑制黑藻和狐尾藻的茎的伸长^[51,52],它的作用机理是阻止茎的节间细胞的伸长。赤霉素合成抑制剂的抑制作用可通过

* Lembi G A. Feasibility of using plant growth regulation for managing aquatic plants. In Proceedings, 22nd Annual Meeting, Aquatic Plant Control Research Program, Miscellaneous Paper A-88-5, Vicksburg, MS, 213-215. 1988

施加外源赤霉素来解除,而氟草磺抑制这两种植物的作用并不能通过施加外源赤霉素解除,甚至在赤霉素浓度很高(例如 10mg/L)下也不能。因此,可推断,氟草磺抑制主茎伸长不是抑制赤霉素的生物合成,而是抑制茎尖分裂产生新细胞和新组织。

选择性的生长调节剂已成为主要研究对象和应用种类。2,4-滴(2,4-D)和绿草定(triclopyr)是两种选择性的生长抑制剂,都能选择性地杀死双子叶植物和宽叶的单子叶植物。Sprecher 等研究了它们在控制外来种狐尾藻时对本土种篦齿眼子菜的影响,发现在接触时间为 24h 的情况下 3 种浓度(1, 1.5 和 2 mg/L)的 2,4-D 都对篦齿眼子菜的生长没有影响,但同样条件下绿草定却减少了篦齿眼子菜 25% 的生物量,而非生长抑制剂 endothall 在 0.5, 1 和 2mg/L 时减少了篦齿眼子菜至少 72% 的生物量^[53]。可见,2,4-D 选择性地杀死双子叶水草狐尾藻,而对需保留的窄叶单子叶植物篦齿眼子菜无影响或影响极小。

3 应用前景

3.1 诱导抗性基因,恢复水生植物。

生态学家很早就认识到激素的重要性,它能响应环境变化、调控生理反应,增加表型可塑性和改变生活史策略等。植物激素生理生态学研究已从仅仅关注作物和拟南芥(研究分子遗传的模式植物)发展到对生长在各种环境条件下的其他植物的关注^[54-57]。

水生植物受到环境变化的影响较大,如由于水污染(富营养化和重金属毒害)导致水生植物衰退,并影响水生生态系统的功能。但同时,水生植物具有对逆境的适应和抵抗能力,即具有一定的抗逆性(stress resistance)。抗性是植物对环境的适应性反应,可以通过锻炼和施加外源激素可诱导产生一些逆境蛋白,增强抗性。大量研究表明,激素可诱导抗性基因的表达,其中 ABA 在适应不良环境时扮演着十分重要的角色。进一步研究表明,ABA 与所有胁迫有关,尽管在不同胁迫下,ABA 积累的方式和多少有所不同^[42]。植物在受到某种胁迫时,不仅对该胁迫的抗性增强,对其他胁迫的抗性也得到提高。这对在当前受各种污染的水体里恢复水生植物是非常有利的。因此利用激素诱导抗性基因的表达将是今后恢复水生植物研究的重点和热点。

3.2 研究开发生长调节剂,管理并调控水生植物

不难看出,生长调节剂在水生植物管理方面具有诸多其他措施无法比拟的优点,可以克服水环境给管理者带来的障碍,开发适合管理水生植物的生长调节剂是大有前途的。但由于生长调节剂的作用与环境有很大的关系,水环境的不稳定性和复杂性影响了生长调节剂的使用效果,必须根据目标物种和目的,选择合适的生长调节剂种类和浓度,保证有效时间和尽量减少对环境的影响。目前生长调节剂在水生植物的管理现在多处于试验阶段,只在小范围内得到实验性的应用,即便在应用生长调节剂最多的美国,目前仍局限在常用的种类上。大面积地使用生长调节剂调控水生植物的生长,还需要进一步对应用方法、应用效果及对生态系统的影响作出正确的评价。但随着人们对水生植物管理工作的不断重视及生长调节剂的认识不断加深,生长调节剂的研究和技术开发工作将具有良好的发展前景,同时生长调节剂的研究和使用也将有助于推动激素作用机理研究的深入。

4 结语

水生植物激素的研究,有助于弄清水生植物与陆生植物在生长发育上的差异,有助于深入认识激素的合成和作用机制,有助于确立激素在物种的适应性和抗逆性及进化上所发挥的作用。尽管水生植物中激素的研究有了一定的成果,且有了浮萍和 *Rumex palustris* 这两种很好的实验材料,先进的实验方法和仪器为激素的研究提供了便利,但水生植物的激素研究总体上仍远落后于陆生植物。由于水生植物有着生态上的重要地位以及激素在增强水生植物抗逆性上的重要性,水生植物的激素生理生态学研究将会受到进一步重视,并将为恢复、管理和调控水生植物,促进水生生态系统功能的恢复提供重要的理论和技术基础。

References:

- [1] Jana S, Choudhuri M A. Ethylene production and senescence in submersed aquatic angiosperms. *Aquatic Botany*, 1982, 13: 359 ~ 365.

- [2] Terrados J. Effects of some plant growth regulators on the growth of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. *Aquatic Botany*, 1995, 51: 311 ~ 318.
- [3] Jana S, Choudhuri M A. Effects of plant growth regulators on Hill activity of submerged aquatic plants during induced senescence. *Aquatic Botany*, 1984, 18: 371 ~ 376.
- [4] Loques F, Caye G, Meinesz A. Axenic culture of selected tissue of *Posidonia oceanica*. *Aquatic Botany*, 1990, 37: 171 ~ 188.
- [5] Agrawal A, Mohan H Y R. In vitro germination and micropropagation of water chestnut (*Trapa* spp.). *Aquatic Botany*, 1995, 51: 135 ~ 146.
- [6] van der Knaap E, Jagoueix S, Kende H. Expression of an ortholog of replication protein A1 (RPA1) is induced by gibberellin in deepwater rice. *Proceeding of National Academy of Science of USA*, 1997, 94(18): 9979 ~ 9983.
- [7] Bird K T, Johnson J R, Jewett-Smith J. In vitro culture of the seagrass *Halophila decipiens*. *Aquatic Botany*, 1998, 60: 377 ~ 387.
- [8] Kane M E, Davis G L, McConnell D B, et al. In vitro propagation of *Cryptocoryne wendtii*. *Aquatic Botany*, 1999, 63: 197 ~ 202.
- [9] Li X G, Seliskar D M, Moga J A, et al. Plant regeneration from callus cultures of salt marsh hay, *Spartina patens*, and its cellular-based salt tolerance. *Aquatic Botany*, 1995, 51: 103 ~ 113.
- [10] Takahashi N. Differentiation of ecotypes in *Oryza sativa* L. In: Tsunoda S., Takahashi N. eds. *Biology of Rice*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1984. 31 ~ 67.
- [11] Chaloupkova K, Smart C C. The abscisic acid induction of a novel peroxidase is antagonized by cytokinin in *Spirodela polyrrhiza* L. *Plant Physiology*, 1994, 103: 497 ~ 507.
- [12] Anderson L W J. Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus*. *Science*, 1978, 201: 1135 ~ 1138.
- [13] Gee D, Anderson L W J. ABA induced differences during leaf development in the aquatic angiosperm, *Potamogeton nodosus*, are detected with differential display. *Plant Physiology*, 1996, 111(2): 446 ~ 446 Suppl.
- [14] Schiller P, Heilmeier H, Hartung W. Abscisic acid (ABA) relations in the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* under naturally fluctuating environmental conditions. *New Phytologist*, 1997, 136: 603 ~ 611.
- [15] Ueno O. Induction of Kranz anatomy and C4-like biochemical characteristics in a submersed amphibious plant by abscisic acid. *Plant Cell*, 1998, 10: 571 ~ 583.
- [16] Musgrave A, Jackson M B, Ling E. *Callitriche* stem elongation is controlled by ethylene and gibberellin. *Nature New Biology*, 1972, 238: 93 ~ 96.
- [17] Jackson M B. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, 1985, 36: 145 ~ 175.
- [18] Kende H. Studies on internodal growth using deepwater rice. In: Cosgrove D. J., Kniewel D. P. eds. *Physiology of Cell Expansion during Growth*. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1987, 221 ~ 238.
- [19] Pearce M E, Hall K C, Jackson M B. The effects of oxygen, carbon dioxide and ethylene on ethylene biosynthesis in relation to shoot extension in seedlings of rice (*Oryza sativa*) and barnyard grass (*Echinochloa oryzoides*). *Annals of Botany*, 1992, 69: 441 ~ 447.
- [20] Voesenek L A C J, Van A J M, Harren F M, et al. An amalgamation between hormone physiology and plant ecology: a review on flooding resistance and ethylene. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1992, 11: 171 ~ 178.
- [21] Summers J E, Voesenek L A C J, Blom C W P M, et al. *Potamogeton pectinatus* is constitutively incapable of synthesizing ethylene and lacks 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase. *Plant Physiology*, 1996, 111: 901 ~ 908.
- [22] Osborne D J, Wright M. Gravity-induced cell elongation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 1977, 199: 551 ~ 564.
- [23] Voesenek L A, Jackson M B, Toebes A H, et al. De-submergence-induced ethylene production in *Rumex palustris*: regulation and ecophysiological significance. *The Plant Journal*, 2003, 33: 341 ~ 352.
- [24] Voesenek L A C J, Vriezen W H, Smekens M J E, et al. Ethylene sensitivity and response sensor expression in petioles of *Rumex* species at low O₂ and high CO₂ concentrations. *Plant Physiology*, 1997, 114: 1501 ~ 1509.
- [25] Roberts J A, Hooley R. *Plant growth regulators*. Blackie, Glasgow, Scotland, 1988.
- [26] Voesenek L A C J, Rijnders J H G M, Peeters A J M, et al. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, 2004, 85: 16 ~ 27.
- [27] Rapparini F, Tam Y Y, Cohen J D, et al. Indiole-3-acetic acid metabolism in *Lemna gibba* undergoes dynamic changes in response to growth temperature. *Plant Physiology*, 2002, 128: 1410 ~ 1416.
- [28] Banga M, Slaa E J, Blom C W P M, et al. Ethylene biosynthesis and accumulation under drained and submerged conditions: a comparative study of two *Rumex* species. *Plant Physiology*, 1996, 112: 229 ~ 237.
- [29] Blom C W P M, Voesenek L A C J, Banga M, et al. Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of*

- Botany, 1994, 74: 52 ~ 63.
- [30] Rijnders J G H M, Yang Y Y, Kamiya Y, *et al.* Ethylene enhances gibberellin levels and petiole sensitivity in flooding-tolerant *Rumex palustris* but not in flooding-intolerant *R. acetosa*. *Planta*, 1997, 203: 20 ~ 25.
- [31] Slovin J P, Cohen J D. Levels of indole-3-acetic acid in *Lemna gibba* G-3 and in a large *Lemna* mutant regenerated from tissue culture. *Plant Physiology*, 1988, 86: 522 ~ 526.
- [32] Tam Y Y, Slovin J P, Cohen J D. Continuous light alters indole-3-acetic acid metabolism in *Lemna gibba*. *Phytochemistry*, 1998, 49: 17 ~ 21.
- [33] Flores S, Smart C C. ABA-induced changes in inositol metabolism in *Spirodela polyrrhiza*. *Planta*, 2000, 211(6): 823 ~ 832.
- [34] Zaina S, Bertani A, Lombardi L, *et al.* Membrane-associated binding sites for indoleacetic acid in the rice coleoptile. *Planta*, 1989, 179: 222 ~ 227.
- [35] Summers J E, Jackson M B. Anaerobic promotion of stem extension in *Potamogeton pectinatus*. Roles of carbon dioxide, acidification and hormones. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96: 615 ~ 622.
- [36] Hsu T C, Liu H C, Wang J S, *et al.* Early genes responsive to abscisic acid during heterophyllous induction in *Marsilea quadrifolia*. *Plant Molecular Biology*, 2001, 47: 703 ~ 715.
- [37] Lin B L, Yang W J. Blue light and abscisic acid independently induce heterophyllous switch in *Marsilea quadrifolia*. *Plant Physiology*, 1999, 119: 429 ~ 434.
- [38] Vreeburg R A M, Benschop J J, Peeters A J M, *et al.* Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*. *The Plant Journal*, 2005, 43: 597 ~ 610.
- [38] Vriezen W H, Van Rijn C P E, Voeselek L A C J, *et al.* A homologue of the *Arabidopsis thaliana* ERS gene is actively regulated in *Rumex palustris* upon flooding. *Plant Journal*, 1997, 11: 1265 ~ 1271.
- [40] Kim J H, Cho H T, Kende H. a-Expansins in the semiaquatic ferns *Marsilea quadrifolia* and *Regnellidium diphyllum*: evolutionary aspects and physiological role in rachis elongation. *Planta*, 2000, 212: 85 ~ 92.
- [41] Lee Y, Choi D, Kende H. Expansins: ever-expanding numbers and functions. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4: 527-532.
- [42] Han D Y. *Plant growth regulator*. Beijing: Beijing Science Technology Press, 1997. 32 ~ 34.
- [43] Raskin I, Kende H. Regulation of growth in stem sections of deepwater rice. *Planta*, 1984, 160: 66 ~ 72.
- [44] Ridge I. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: Crawford R M M ed. *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987. 53 ~ 67.
- [45] Green W R, Westerdahl H E. Response of Eurasian watermilfoil to 2,4-D concentrations and exposure times. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1990, 28: 27 ~ 32.
- [46] Netherland M D, Getsinger K D. Efficacy of triclopyr on Eurasian watermilfoil: concentrations and exposure time effects. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1992, 30: 1 ~ 5.
- [47] Netherland M D, Getsinger K D. Laboratory evaluation of threshold fluridone concentrations under static conditions for controlling *Hydrilla* and Eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1995, 33: 33 ~ 36.
- [48] Cooper R J. Analysis of the carbohydrate status of mefluidide-treated annual bluegrass. *Agronomy Journal*, 1988, 80: 410 ~ 414.
- [49] Baron V S. Mefluidide effects on yield and quality of smooth brome grass. *Canada Journal of Plant Science*, 1989, 69: 823 ~ 832.
- [50] Liu X X, Lembi C A. Laboratory evaluation of Mefluidide effects on elongation of *Hydrilla* and Eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1999, 37: 55 ~ 60.
- [51] Lembi C A, Chand T. Response of *Hydrilla* and Eurasian watermilfoil to flurprimidol concentrations and exposure times. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1992, 30: 6 ~ 9.
- [52] Netherland M D, Lembi C A. Gibberellin synthesis inhibitor effects on submersed aquatic plant weed species. *Weed Science*, 1992, 40: 29 ~ 36.
- [53] Sprecher S L, Getsinger K D, Stewart A B. Effects of aquatic herbicides on sago pondweed. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1999, 36: 64 ~ 68.
- [54] Voeselek L A C J, Blom C W P M. Plants and hormones: an ecophysiological view on timing and plasticity. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 111 ~ 119.
- [55] Farnsworth E J, Farrant J M. Reductions in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 760 ~ 769.
- [56] Mercier H, Endres L. Alteration of hormonal levels in a rootless epiphytic bromeliad in different phenological phases. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1999, 18: 121 ~ 125.
- [57] Zotz G, Thomas V, Hartung W. Ecophysiological consequences of differences in plant size: abscisic acid relationships in the epiphytic orchid *Dimerandra emarginata*. *Oecologia*, 2001, 129: 179 ~ 185.

参考文献:

- [42] 韩德元. 植物生长调节剂. 北京: 北京科学技术出版社, 1997. 32 ~ 34.