

# 生态因子及其交互作用对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 表型可塑性的影响

雷妮娅<sup>1</sup>, 米湘成<sup>2</sup>, 陈 勇<sup>3</sup>, 王旭航<sup>1</sup>, 李俊清<sup>1,\*</sup>

(1. 北京林业大学森林培育省部共建重点实验室, 北京 100083; 2. 中国科学院植物科学研究所, 北京 100093;  
3. 中国林木种子子公司, 北京 100029)

**摘要:**以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)两种基因型(ws-0 和 col-0)材料,采用复因子混合水平正交试验设计开展盆栽实验,研究了土壤盐分、土壤水分、光照强度、去叶处理等生态因子及其交互作用对受试植株 18 个表型特征的影响。结果表明生态因子对植物表型可塑性的影响是有针对性的:土壤水分主要影响植物体构件数目;土壤盐分主要影响生物量、角果数及种籽总数等直接反映植株适合度的表型特征;光照条件则主要影响植物的物候表型特征。植物体表型可塑性的方向随水分梯度的变化而发生改变。生态因子交互作用对植物表型可塑性的影响效果不是各因子独立作用的简单加和;对某个表型特征都有显著影响的两个生态因子其交互作用对该特征可能没有影响;反之,受两个生态因子交互作用影响显著的表型特征也可能不受它们的独立影响。在对生态因子交互作用作出响应时,col-0 的 9 个特征表现出可塑性,而 ws-0 仅有 4 个表型是可塑的;同一基因型内彼此相关的表型特征在可塑性上也具一致性。抽苔时莲座叶数与角果平均籽粒数不受任何生态因子及其交互作用的影响,这两个表型作为数量特征而未表现出可塑性。

**关键词:**拟南芥(*Arabidopsis thaliana*);表型可塑性;生态因子交互作用

文章编号:1000-0933(2008)05-1949-10 中图分类号:Q142,Q944.3,Q948 文献标识码:A

## Effects of the ecological factors and their interactions on the phenotypic plasticity of *Arabidopsis thaliana*

LEI Ni-Ya<sup>1</sup>, MI Xiang-Cheng<sup>2</sup>, CHEN Yong<sup>3</sup>, WANG Xu-Hang<sup>1</sup>, LI Jun-Qing<sup>1,\*</sup>

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation, Ministry of Education College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 China National Tree Seed Corporation, Beijing 100029, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 1949 ~ 1958.

**Abstract:** A pot experiment of orthogonal design was conducted to study the effects of four ecological factors, including salt, water, light, and defoliation, and their interactions on 18 phenotypic traits in two genotypes of *Arabidopsis thaliana* (i.e. genotypes col-0 and ws-0). Results showed that different ecological factors affected the different types of the phenotypic traits: soil water affected mainly the traits relating to modular number; salt affected such traits as biomass, number of siliques, and total number of maturing seeds that directly reflect the plant fitness; and light affected the traits

**基金项目:**北京市教委重点学科资助项目(XK100220555);北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室开放基金资助项目

**收稿日期:**2007-02-09; **修订日期:**2007-12-12

**作者简介:**雷妮娅(1974~),女,湖南临澧人,博士生,主要从事植物种群生态学研究. E-mail: leiniya@sohu.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijq@bjfu.edu.cn

**致谢:**感谢北京林业大学 2006 届毕业生孙磊实施本项实验,以及她在数据采集中极其细致的工作。

**Foundation item:** The project was financially supported by Research Foundation for Key Subjects of Beijing Municipal Education Commission (No. XK100220555) & Opening Project of The Key Laboratory for Silviculture and Conservation, Ministry of Education.

**Received date:** 2007-02-09; **Accepted date:** 2007-12-12

**Biography:** LEI Ni-Ya, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant population ecology. E-mail: leiniya@sohu.com

relating to phenology, thus the development of individuals. The directions of phenotypic plasticity of *A. thaliana* to soil water were variable along the water gradient without an apparent trend. The collective effects of all the factors on phenotypic plasticity were not simply the additive effects of single factors: any two factors could show significant effects on specific traits in the absence of interactions, or any two factors with significant interactions on specific traits may display non-significant effects individually. In responses to the interactive effects of the studied ecological factors, nine phenotypic traits exhibited plasticity in the col-0 genotype, and only four in the ws-0. The inter-related phenotypic traits within the same genotypes displayed the similar patterns of plasticity. The number of rosette leaves at bolting (LN) and the average number of maturing seeds per silique (ANMS) were not affected by any of the ecological factors nor their interactions. The reason for lack of plasticity in those two quantitative phenotypic traits requires further investigation.

**Key Words:** *Arabidopsis thaliana*; phenotypic plasticity; interactive effects of ecological factors

表型可塑性(phenotypic plasticity)指的是同一基因型响应不同环境条件产生不同表现型的特征<sup>[1,2]</sup>,该特征使基因型通过产生多种表现型以适应不同的环境条件<sup>[3,4]</sup>,为生物体更好地适应异质性环境提供了一条有效途径。对于形态发生过程具有特殊性且营固着生活的(sessile)植物而言,这条途径显得尤为重要<sup>[5~7]</sup>。自1965年Bradshaw发表其经典评论性文章<sup>[1]</sup>以来,植物表型可塑性的研究受到了密切关注。目前植物表型可塑性研究主要集中于揭示植物对特定环境的专性响应,在分辨潜在的适应性响应,了解植物感知及响应特定环境刺激的路径分化等方面取得了长足的进展<sup>[8]</sup>。

但是植物并非一次只面临某一特定的环境因子或者选择要素;在其生长发育与生活史进程中,它们必须同时对多种生态因子作出响应<sup>[9]</sup>。表现型及其可塑性即可理解为植物体形态发生响应于各生态因子的最终表象。那么该如何认识环境因子的交互作用?它对植物表型可塑性的影响与单一生态因素的影响有何差异?这些差异是如何产生的?在表型可塑性的生态适应价值与进化意义中占据着怎样的位置?

针对上述问题,本文以模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为材料开展盆栽实验,测定土壤水分、土壤盐分、光照强度及去叶处理等4个环境因子对拟南芥表型可塑性的影响,并在此基础上就生态因子交互作用与植物体表型可塑性的关系问题进行了探讨。

## 1 研究材料与方法

### 1.1 实验材料

实验采用两种基因型拟南芥 Columbia(col-0)和 Wassilewskija(ws-0)为材料,其中 col-0 种子由中国科学院遗传所提供,ws-0 种子由中国科学院植物所提供。据 NASC(the European Arabidopsis Stocks Center)的表型描述,col-0 原生生境地理坐标为 W92-93/N38-39,海拔高度 1~100m,植株高 15~24cm;ws-0 原生生境地理位置为 E30/N52-53,海拔高度 100~200m,植株高 48~56cm,莲座较大,叶狭长,只有一根花茎,为晚花型。

### 1.2 实验设计

实验共涉及4个环境因子:土壤水分(W)、光照强度(L)、土壤盐分(S)和去叶处理(D)。其中土壤水分设置了4个水平,其余因素分别设置了2个水平。根据选定的因素与水平,采用复因子混合水平正交表  $L_{16}(4 \times 2^{12})$  进行实验设计,设置3次重复。

### 1.3 培养条件

将营养土与蛭石按 1:1 体积比混匀配制培养基质,测定其田间持水量<sup>[10]</sup>。称取 100g 基质装入 6# 培养钵,将培养钵置于盛有自来水的托盘中吸水 2h 后,直播经过 4℃ 低温预处理的拟南芥种子 4~5 粒。气温 22℃,相对湿度 70%,人工光照 9700Lux(白色荧光灯,16h/8h 亮暗比)条件下培养 10d 后间苗定植,每钵选留 1 株健壮且着生于近中心位置的幼苗。

定植之日起开始光照、水分与盐分处理。光照处理的 2 个水平各占一层培养架,不同层之间以不透明锡

纸隔光。土壤水分含量的监测采用称重法进行,一旦水量达到临界值时即以底吸法补充土壤水分,处理周期为4~20d不等。盐分处理与水分的处理同步进行,以70 $\mu\text{mol/L}$ 的NaCl盐溶液作为底吸用水进行盐分处理。待第4片真叶长出后手工摘除指定部分叶片进行去叶处理。

表1 正交实验的因素水平表

Table 1 The factors and their levels used in the experiment

| 水平 Level    | 列号*/因素 Column No./Factors |               |                                                 |                   |                                                                                                                                     |
|-------------|---------------------------|---------------|-------------------------------------------------|-------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|             | 1/水分<br>Water             | 2/光照<br>Light | 6/盐分<br>Salt                                    | 11/基因型<br>Ecotype | 12/去叶处理<br>Defoliate                                                                                                                |
| 水平1 Level 1 | 80%田持**                   | 9700lux       | 自来水***<br>Runnint water                         | col-0             | 无处理(CK)                                                                                                                             |
| 水平2 Level 2 | 60%田持                     | 3370lux       | 70 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$<br>NaCl 盐水 | ws-0              | 摘除第4、7、10、13、...片莲座叶<br>defloiate the 4 <sup>th</sup> , 7 <sup>th</sup> , 10 <sup>th</sup> , 13 <sup>th</sup> , ..., rosette leaves |
| 水平3 Level 3 | 45%田持                     |               |                                                 |                   |                                                                                                                                     |
| 水平4 Level 4 | 30%田持                     |               |                                                 |                   |                                                                                                                                     |

\* 列号为 $L_{16}(4 \times 2^{12})$ 正交表中的对应列号 The column number is corresponding with that of the orthogonal design table  $L_{16}(4 \times 2^{12})$

\*\* 田间持水量为146% (g/g) The field capacity is 146% (g/g); \*\*\* 含盐量 $\leq 900\text{mg/L}$  Total salt concentratiton  $\leq 900\text{mg/L}$

#### 1.4 数据收集与分析处理

参照 Hoffmann 等人的方法<sup>[11]</sup>,收集了18个表型特征的特征值数据。其中物候表型特征3个,包括植株抽苔天数(days to bolting, DB)、第1朵花蕾开放的天数(始花天数 days to flowering, DF)及第1枚果实开裂的天数(days to opening of the first silique, DS);营养表型特征7个,包括抽苔时莲座叶数(number of rosette leaves at bolting, LN)、最长莲座叶长(length of the longest rosette leaf, LL)、基枝数(number of boltings, NB)、主茎叶数(leave number of the main bolting, LNMB)、主茎分枝数(branch number of the main bolting, BNMB)、植株体生物量干重(gross biomass of the plant, GBP)、地上与地下部分生物量比(shoot:root, S:R);繁殖表型特征8项,包括第3朵花瓣长(length of the 3rd petal, LP)及萼片长(length of sepals, LS)、植株角果数(number of siliques, NS)、植株最长角果长(length of the longest silique, LLS)、成熟籽粒数(maturing seed number of the longest silique, NMS)及败育籽粒数(aborted seed number of the longest silique, NAS)、每枚角果平均成熟籽粒数(average number of maturing seeds per silique, ANMS)及植株种子总数(total seed number of the plant, TSN)。

数据处理与分析主要采用 Excel(Microsoft inc.)和 SPSS 13.0(SPSS inc.)进行。为满足方差分析的正态分布与同质性假设,对生物量进行了平方根转换,对地上/地下生物量比及种子数等响应变量进行了对数转换<sup>[12]</sup>。利用单因素方差分析模块(Anova),获得各个因子在各表型特征方差中的主效应,考察它们对受试植株表型特征值的影响。同时选取抽苔天数、始花天数、角果开裂天数、生物量、地上/地下生物量比、植株角果数等6个重要表型特征,绘制它们在土壤盐分、水分、光照和去叶处理异质性条件下的线形图,考察物候特征及直接反映植株适合度(fitness),即植物体生物生产和繁殖能力的表型特征响应于各生态因子的反应范式曲线。

采用 GLM 模块的 Manova 过程分析土壤盐分、水分、光照和去叶处理4个生态因子的交互作用对各表型特征方差的影响,分析生态因子对表型可塑性的交互作用。

## 2 结果与分析

### 2.1 各生态因素对植株形态指标的影响

表2列出了每种处理及因子互作情况下,受试拟南芥植株各表型特征的平均值。

以植株各表型特征值为因变量,各处理因素为固定因素进行单因素方差分析,结果见表3。

从表3可以看出,盐分对植株茎数、主茎分枝数、植株体生物量、角果数及种籽总数有显著影响( $P \leq 0.05$ ,下同)。水分主要影响植株主茎叶数、主茎分枝数、角果数、最长角果长、最长角果成熟籽粒数及植株结实总数等形态指标。光照因子影响的指标多与植株的发育速度有关,包括抽苔天数、始花天数、果实开裂天数、抽苔时最长叶长、主茎叶数等。本实验中,去叶处理仅对地上/地下生物量比及角果数两个指标有影响。

表 2 各种处理及因子互作情况下拟南芥表型平均值

Table 2 Phenotypic trait values of *A. thaliana* in response to various eco-factors and their interactions

| 处理 Treatment ** | 盐分 1 S1           | 盐分 2 S2           | 水分 1 W1           | 水分 2 W2           | 水分 3 W3           | 水分 4 W4          | 光 1 L1            |
|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|
| 抽苔天数 DB         | 34.476 ± 0.979    | 31.167 ± 0.955    | 29.453 ± 1.418    | 34.833 ± 1.351    | 31.500 ± 1.351    | 35.500 ± 1.351   | 29.875 ± 0.955    |
| 始花天数 DF         | 40.204 ± 1.039    | 38.050 ± 1.013    | 36.025 ± 1.468    | 41.484 ± 1.538    | 37.667 ± 1.398    | 41.333 ± 1.398   | 34.208 ± 0.966    |
| 果实开裂天数 DS       | 91.299 ± 1.721    | 89.209 ± 1.761    | 88.917 ± 2.374    | 94.470 ± 2.492    | 86.583 ± 2.374    | 91.046 ± 2.624   | 82.474 ± 1.721    |
| 抽苔莲座叶数 LN       | 8.214 ± 0.460     | 7.698 ± 0.460     | 7.407 ± 0.702     | 8.250 ± 0.635     | 7.667 ± 0.635     | 8.500 ± 0.635    | 8.323 ± 0.460     |
| 最长叶长 LL         | 0.915 ± 0.505     | 0.896 ± 0.505     | 1.016 ± 0.077     | 0.922 ± 0.069     | 0.825 ± 0.069     | 0.859 ± 0.069    | 0.982 ± 0.050     |
| 茎数 NB           | 2.482 ± 0.173     | 1.292 ± 0.169     | 2.417 ± 0.239     | 2.297 ± 0.251     | 1.833 ± 0.239     | 1.000 ± 0.239    | 2.107 ± 0.173     |
| 主茎叶数 LNMB       | 16.000 ± 1.450    | 10.447 ± 1.486    | 17.833 ± 2.050    | 17.667 ± 2.050    | 13.667 ± 2.050    | 3.726 ± 2.153    | 9.988 ± 1.486     |
| 主茎分枝数 BNMB      | 1.625 ± 0.134     | 1.083 ± 0.143     | 1.667 ± 0.202     | 1.667 ± 0.202     | 2.000 ± 0.202     | 0.083 ± 0.202    | 1.250 ± 0.143     |
| 生物量 GBP         | 0.061 ± 0.008     | 0.029 ± 0.008     | 0.077 ± 0.012     | 0.044 ± 0.012     | 0.033 ± 0.012     | 0.027 ± 0.012    | 0.052 ± 0.008     |
| 地上/地下比 S:R      | 30.012 ± 1.223    | 22.022 ± 1.242    | 75.241 ± 3.522    | 21.223 ± 1.223    | 32.022 ± 1.242    | 28.154 ± 1.223   | 22.146 ± 1.223    |
| 第三朵花瓣长 LP       | 0.101 ± 0.004     | 0.102 ± 0.004     | 0.100 ± 0.007     | 0.099 ± 0.006     | 0.100 ± 0.006     | 0.107 ± 0.006    | 0.109 ± 0.004     |
| 第三朵萼长 LS        | 0.160 ± 0.004     | 0.161 ± 0.004     | 0.160 ± 0.006     | 0.160 ± 0.006     | 0.162 ± 0.006     | 0.160 ± 0.006    | 0.168 ± 0.004     |
| 角果数 NS          | 77.195 ± 8.081    | 20.868 ± 7.964    | 78.500 ± 9.960    | 51.112 ± 10.461   | 31.417 ± 9.960    | 35.097 ± 15.446  | 59.915 ± 7.550    |
| 最长角果长 LLS       | 1.253 ± 0.027     | 1.176 ± 0.027     | 1.312 ± 0.036     | 1.250 ± 0.038     | 1.188 ± 0.036     | 1.108 ± 0.045    | 1.224 ± 0.026     |
| 成熟籽粒数 NMS       | 40.587 ± 1.494    | 39.580 ± 1.513    | 45.167 ± 1.982    | 43.530 ± 2.082    | 38.000 ± 1.982    | 33.638 ± 2.474   | 41.530 ± 1.438    |
| 败育籽粒数 NAS       | 2.588 ± 0.414     | 2.129 ± 0.419     | 3.333 ± 0.549     | 1.535 ± 0.577     | 1.833 ± 0.549     | 2.732 ± 0.685    | 2.343 ± 0.398     |
| 平均籽粒数 ANMS      | 32.282 ± 1.723    | 34.897 ± 1.815    | 37.278 ± 2.282    | 35.850 ± 2.397    | 30.597 ± 2.282    | 30.633 ± 3.106   | 36.307 ± 1.724    |
| 种子数 TSN         | 2610.667 ± 360.77 | 689.375 ± 338.88  | 3077.000 ± 479.25 | 1884.250 ± 479.25 | 1006.833 ± 479.25 | 632.006 ± 539.38 | 2222.917 ± 338.88 |
| 处理 Treatment    | 光 2 L2            | 去叶处理 1 D1         | 去叶处理 2 D2         | 水 × 盐 1 W × S1    | 水 × 盐 2 W × S2    | 基因型 1 E1         | 基因型 2 E2          |
| 抽苔天数 DB         | 35.768 ± 0.979    | 32.208 ± 0.955    | 33.435 ± 0.979    | 32.310 ± 0.979    | 33.333 ± 0.955    | 36.542 ± 0.955   | 29.101 ± 0.979    |
| 始花天数 DF         | 44.046 ± 1.065    | 38.400 ± 1.013    | 39.854 ± 1.039    | 37.979 ± 1.039    | 40.275 ± 1.013    | 42.425 ± 1.013   | 35.829 ± 1.039    |
| 果实开裂天数 DS       | 98.034 ± 1.765    | 87.190 ± 1.769    | 93.318 ± 1.721    | 89.825 ± 1.765    | 90.683 ± 1.721    | 95.050 ± 1.810   | 85.458 ± 1.678    |
| 抽苔莲座叶数 LN       | 7.589 ± 0.460     | 7.917 ± 0.449     | 7.995 ± 0.473     | 8.256 ± 0.460     | 7.656 ± 0.460     | 9.458 ± 0.449    | 6.454 ± 0.473     |
| 最长叶长 LL         | 0.829 ± 0.050     | 0.893 ± 0.049     | 0.918 ± 0.052     | 0.938 ± 0.050     | 0.873 ± 0.050     | 1.003 ± 0.049    | 0.808 ± 0.052     |
| 茎数 NB           | 1.667 ± 0.169     | 1.917 ± 0.169     | 1.857 ± 0.173     | 1.750 ± 0.169     | 2.024 ± 0.173     | 2.232 ± 0.173    | 1.542 ± 0.169     |
| 主茎叶数 LNMB       | 16.458 ± 1.450    | 11.655 ± 1.486    | 14.792 ± 1.450    | 13.583 ± 1.450    | 12.863 ± 1.486    | 15.155 ± 1.486   | 11.292 ± 1.450    |
| 主茎分枝数 BNMB      | 1.458 ± 0.143     | 1.375 ± 0.143     | 1.333 ± 0.143     | 1.458 ± 0.143     | 1.250 ± 0.143     | 1.458 ± 0.143    | 1.250 ± 0.143     |
| 生物量 GBP         | 0.039 ± 0.008     | 0.049 ± 0.008     | 0.042 ± 0.008     | 0.041 ± 0.008     | 0.049 ± 0.008     | 0.069 ± 0.008    | 0.021 ± 0.008     |
| 地上/地下比 S:R      | 38.214 ± 1.143    | 42.202 ± 1.143    | 20.021 ± 1.223    | 40.485 ± 1.354    | 21.054 ± 1.242    | 30.541 ± 1.354   | 40.108 ± 1.752    |
| 第三朵花瓣长 LP       | 0.094 ± 0.005     | 0.100 ± 0.004     | 0.103 ± 0.004     | 0.104 ± 0.004     | 0.099 ± 0.004     | 0.107 ± 0.004    | 0.096 ± 0.004     |
| 第三朵萼长 LS        | 0.153 ± 0.005     | 0.163 ± 0.004     | 0.158 ± 0.004     | 0.160 ± 0.004     | 0.161 ± 0.004     | 0.178 ± 0.004    | 0.143 ± 0.004     |
| 角果数 NS          | 38.148 ± 8.521    | 66.651 ± 8.900    | 31.411 ± 7.410    | 58.459 ± 8.279    | 39.604 ± 7.805    | 75.499 ± 9.070   | 22.564 ± 7.226    |
| 最长角果长 LLS       | 1.185 ± 0.028     | 1.230 ± 0.028     | 1.199 ± 0.027     | 1.195 ± 0.028     | 1.234 ± 0.027     | 1.346 ± 0.028    | 1.083 ± 0.026     |
| 成熟籽粒数 NMS       | 38.637 ± 1.572    | 39.118 ± 1.542    | 41.050 ± 1.474    | 38.936 ± 1.532    | 41.232 ± 1.479    | 44.049 ± 1.577   | 36.118 ± 1.437    |
| 败育籽粒数 NAS       | 2.374 ± 0.435     | 2.848 ± 0.427     | 1.869 ± 0.408     | 3.022 ± 0.424     | 1.695 ± 0.410     | 2.282 ± 0.437    | 2.435 ± 0.398     |
| 平均籽粒数 ANMS      | 30.872 ± 1.814    | 33.013 ± 1.867    | 34.166 ± 1.697    | 32.964 ± 1.766    | 34.215 ± 1.780    | 36.404 ± 1.903   | 30.775 ± 1.655    |
| 种子数 TSN         | 1077.128 ± 360.76 | 2040.169 ± 360.76 | 1259.875 ± 338.88 | 1845.211 ± 360.77 | 1454.833 ± 338.88 | 2522.46 ± 360.77 | 777.583 ± 338.881 |

\* 表中数据为平均值 ± 标准误 (M ± SE) The data in the table are mean ± SE; \*\* DB: days to bolting (d); DF: days to flowering (d); DS: days to opening of the first silique (d); LN: number of rosette leaves at bolting; LL: length of the longest rosette leaf (cm); NB: number of boltings; LNMB: leave number of the main bolting; BNMB: branch number of the main bolting; GBP: gross biomass of the plant (g); S:R: shoot:root (g/g); LP: length of petals (cm); LS: length of sepals (cm); NS: number of siliques; LLS: length of the longest silique (cm); NMS: maturing seed number of the longest silique; NAS: aborted seed number of the longest silique; ANMS: average number of maturing seeds per silique; TSN: total seed number of the plant; 下同 the same below

水分与盐分的交互作用影响植物的始花天数。基因型对植株的绝大多数表型特征都有显著或极显著( $P \leq 0.001$ )影响,只有抽苔时最长叶长、地上/地下生物量比、第3朵花花瓣长及最长角果败育籽粒数等少数几个指标不受基因型的影响。土壤水分和土壤盐分交互作用只对植株的始花天数有影响。

表3 各因素对表型变量影响的多因素方差分析  $F$  值结果表

Table 3 The influence of eco-factors on phenotypic trait values tested by Manova

| 方差来源 Sources of Variations | 盐分 S       | 水分 W      | 光照 L      | 去叶处理 D  | 水 * 盐 W * S | 基因型 E      |
|----------------------------|------------|-----------|-----------|---------|-------------|------------|
| 抽苔天数 DB                    | 2.69       | 2.546     | 9.808 **  | 2.971   | 2.227       | 24.97 ***  |
| 始花天数 DF                    | 0.962      | 2.641     | 33.07 *** | 1.084   | 4.371 *     | 18.13 ***  |
| 果实开裂天数 DS                  | 0.866      | 1.41      | 27.19 *** | 4.792   | 0           | 8.889 **   |
| 莲座叶数 LN                    | 0.002      | 0.51      | 1.908     | 1.78    | 0.102       | 8.164 **   |
| 最长叶长 LL                    | 0.328      | 1.787     | 5.578 *   | 1.174   | 0           | 2.159      |
| 茎数 NB                      | 23.560 *** | 2.806     | 0.985     | 0.806   | 0.108       | 10.080 **  |
| 主茎叶数 LNMB                  | 5.725 *    | 3.211 *   | 11.199 ** | 1.258   | 1.835       | 8.674 **   |
| 主茎分枝数 BNMB                 | 7.604 **   | 7.793 *** | 3.662     | 0.651   | 4.12        | 5.887 *    |
| 生物量 GBP                    | 11.494 **  | 2.436     | 0.42      | 1.286   | 0           | 21.51 ***  |
| 地上/地下比 S:R                 | 1.501      | 1.839     | 1.648     | 4.268 * | 0.146       | 1.154      |
| 第三朵花花瓣长 LP                 | 0.011      | 0.176     | 4.224 *   | 0.052   | 0.465       | 2.534      |
| 第三朵花萼长 LS                  | 0.035      | 0.221     | 5.623 *   | 0.008   | 0.096       | 18.961 *** |
| 角果数 NS                     | 21.35 ***  | 3.773 *   | 3.58      | 6.431 * | 3.087       | 17.63 ***  |
| 最长角果长 LLS                  | 3.885      | 3.904 *   | 1.473     | 0.283   | 0.626       | 34.176 *** |
| 成熟籽粒数 NMS                  | 0.385      | 3.807 *   | 1.098     | 0.547   | 0.328       | 13.75 ***  |
| 败育籽粒数 NAS                  | 0.189      | 1.775     | 2.257     | 2.268   | 1.63        | 0.888      |
| 平均籽粒数 ANMS                 | 0.305      | 2.863     | 2.622     | 0.002   | 0.007       | 6.940 *    |
| 种子数 TSN                    | 14.624 **  | 3.427 *   | 3.513     | 4.034   | 1.826       | 15.532 *** |

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$

## 2.2 两种基因型拟南芥各表型特征对生态因子梯度的响应

以环境因子梯度为横坐标,植株表型特征平均值为纵坐标,可以绘制出该基因型特定表型特征的反应范式曲线(reaction norm curves),用以描述基因型对于环境梯度的响应。如果某一基因型的特定表型特征没有可塑性,则其反应范式曲线与环境轴平行;如果一组基因型的特定表型特征可塑性之间没有分异,则它们的反应范式曲线相互平行<sup>[3]</sup>。本研究选择抽苔天数、始花天数和角果开裂天数等3个物候表型特征,生物量、地上/地下生物量比、角果数等3个直接反映植株体适合度的表型特征,绘制了它们对于盐分、水分及光照条件3个生态因子梯度的反应范式曲线。

### 2.2.1 各主要表型特征对盐分的可塑性响应

图1为各主要表型特征对土壤盐分因子的反应范式曲线。从图中可以看出,在发育早期,col-0对盐分的可塑性比ws-0更为明显;而到了发育晚期,情况恰好相反,在果实开裂天数这一表型特征上,ws-0具有更为明显的可塑性。两种基因型的生物量指标对盐分因子的可塑性响应趋势基本一致。地上/地下生物量比生物量本身而言表现出更为明显的可塑性;在高盐浓度下,两种基因型地上/地下生物量比更为接近。两种基因型角果数对盐分因子的可塑性反应一致,但col-0的可塑性更为明显。

### 2.2.2 各主要表型特征对水分的可塑性响应

各主要表型特征对水分因子的反应范式曲线如图2所示。图中上方的3个小图表现了两种基因型拟南芥发育速度随土壤水分浓度变化而改变的情况。总体来看col-0的发育速度对土壤水分浓度的影响更为敏感,其发育速度在水分梯度1和3下形成两个高峰,在水分梯度2下最慢,在水分梯度4下较慢。而ws-0早期的发育速度随着土壤水分的降低而减缓,但是其果实开裂所需天数对水分的响应比较复杂。在一定范围内(土壤含水量 $\geq 45\%$ 田持)土壤水分的降低会加速果实的开裂;而当土壤水分含量超出这一范围,低至田持的

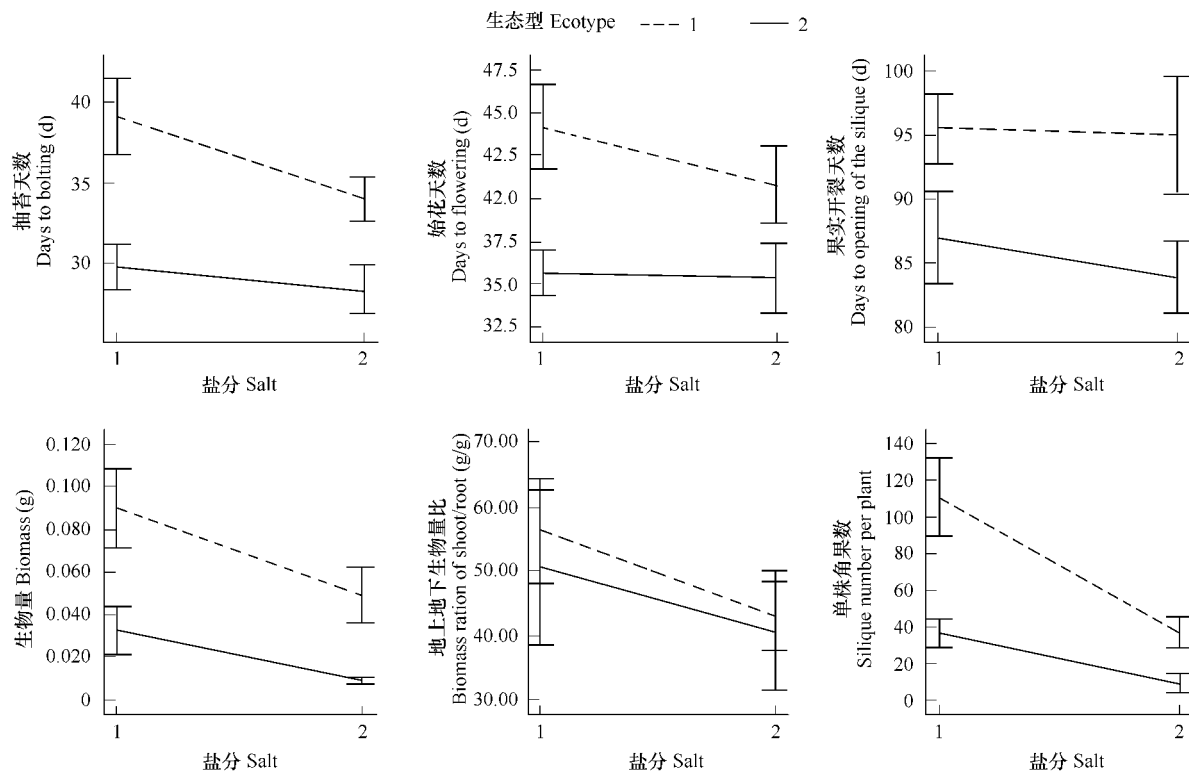


图1 各表型特征对土壤盐分的反应范式曲线

Fig 1 Reaction norm curves of several important traits to salt (error bar:  $\pm 1.0SE$ )

30%时,果实开裂所需的天数反而最多了。无论是 col-0 还是 ws-0,随着土壤含水量的下降,生物量都表现明显的下降。但是在 col-0 中,生物量随着水分浓度的下降而下降的趋势逐步减缓,在水分梯度 3 到 4 之间其生物量的下降非常有限;ws-0 的生物量在水分梯度 2 和 3 之间的差异不大,而在水分梯度 1 和 2 之间以及水分梯度 3 和 4 之间,其生物量表型特征表现出方向相同的较强的可塑性。在水分梯度 1 和 2 之间,col-0 的地上/地下生物量之比下降,而 ws-0 的地上/地下生物量之比上升,表现出相反的可塑性特征。两个基因型的地上/地下生物量之比最大值均出现在水分梯度 3 的条件下。在单株角果数这一表型特征上,两种基因型的表型可塑性特征比较复杂。在水分梯度 1 到 3 之间,col-0 的单株角果数有明显的下降,ws-0 无明显变化,在水分梯度 3 到 4 之间,col-0 呈现出明显的上升趋势,而 ws-0 却表现为大幅度的下降。

### 2.2.3 各主要表型特征对光照的可塑性响应

图 3 示各表型特征对光照条件的反应。随着发育阶段的不同,两种基因型响应光因子表现在物候期上的可塑性越来越明显。两种基因型的生物量响应于光因子表现出相反的可塑性趋势。强光条件下 col-0 的生物量比弱光条件下高,而 ws-0 则在弱光条件下积累更多生物量。地上/地下生物量比对光因子的响应在两种基因型中表现出相同的可塑性趋势,即在强光条件下该比值较弱光条件下要高;尤其是在 col-0 基因型中,光强差异造成的地上/地下生物量比值的差异极为明显。col-0 的单株角果数对光强因子的响应表现出较强的可塑性趋势,ws-0 单株角果数对光照强度的可塑性响应较弱。

### 2.3 各生态因子的交互作用对植株表型可塑性的影响

植物表型特征值方差中包含有该表型特征的可塑性。通过方差分析考察土壤盐分、水分、光照及去叶处理 4 个生态因子的交互作用对各表型特征方差的影响,所得  $F$  值及其显著性结果列入表 4。从表中可以看出,col-0 比 ws-0 更容易受到环境交互作用的影响。前者的抽苔天数、始花天数、果实开裂天数、收获时各植株茎数、生物量、地上/地下生物量比、各植株角果数、最长角果败育籽粒数及种籽总数等 9 个表型特征均受到生态因子交互作用的显著影响,ws-0 受环境因子交互作用影响显著的有果实开裂天数、收获时主茎叶数、收

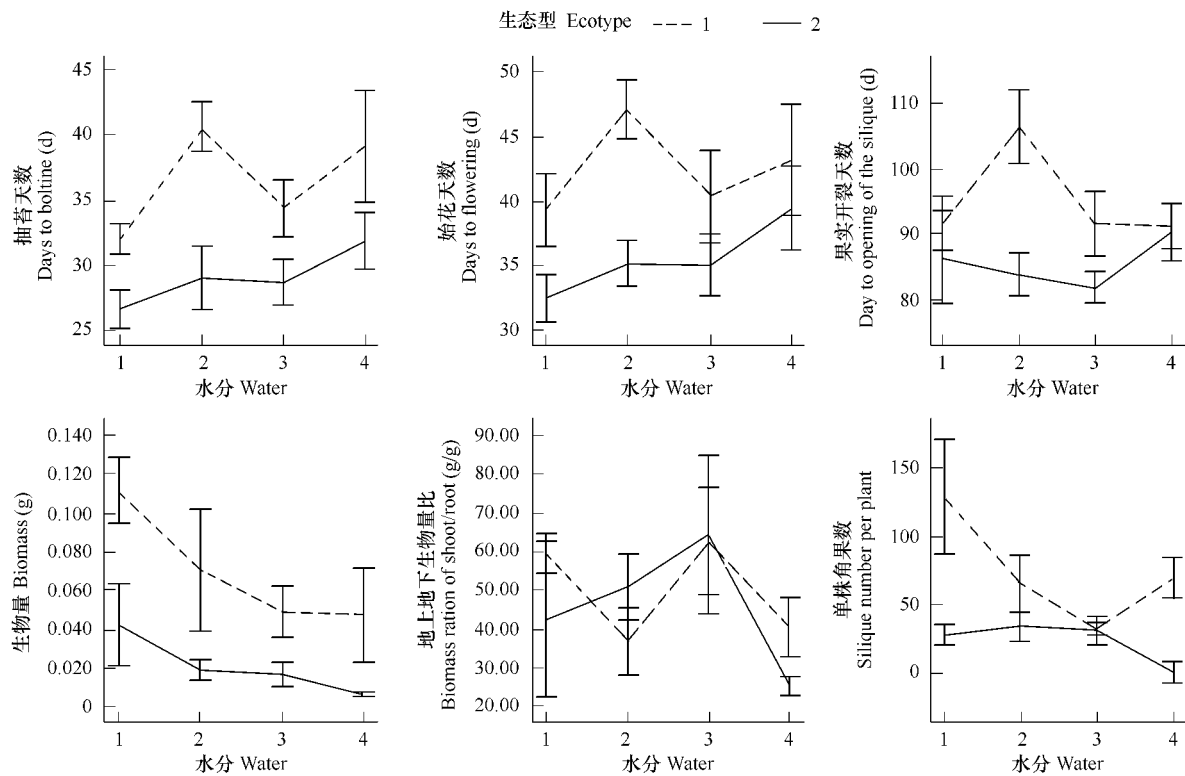


图 2 各主要表型特征对土壤水分的反应范式曲线

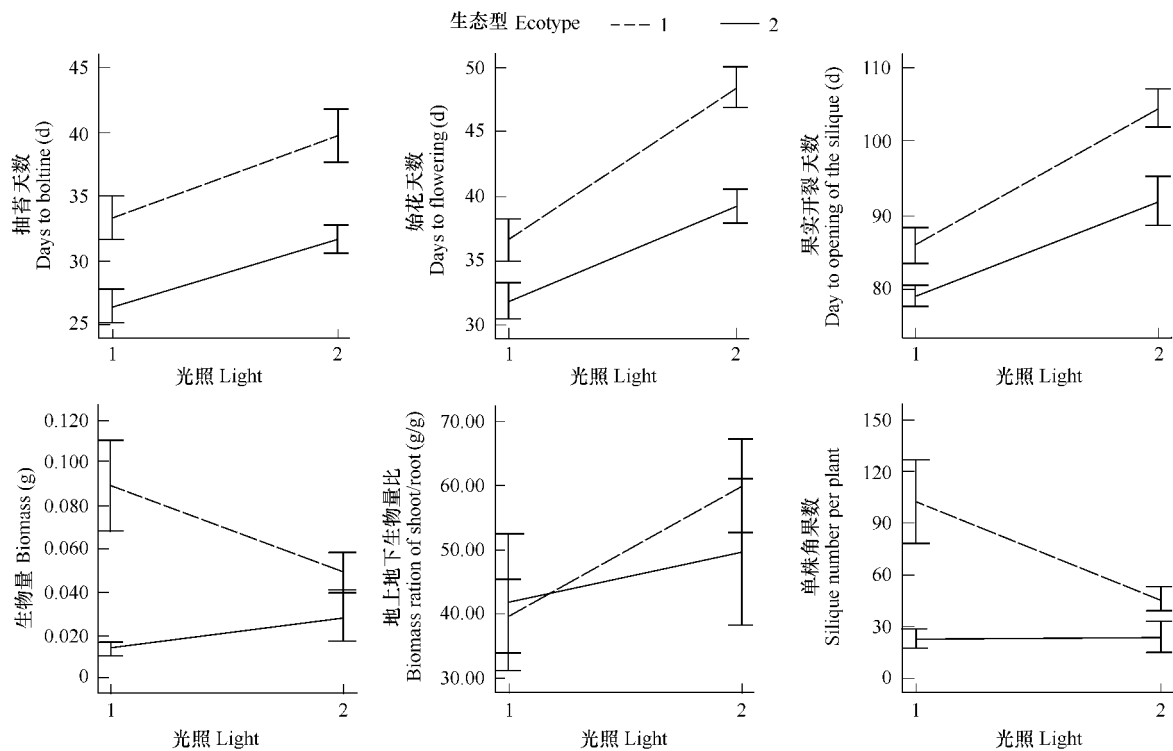
Fig. 2 Reaction norm curves of several important traits to water (error bar:  $\pm 1$  SE)

图 3 各主要表型特征对光照强度的反应范式曲线

Fig. 3 Reaction norm curves of several important traits to light (error bar:  $\pm 1$  SE)

获时主茎分枝数及各植株角果数等 4 个表型特征。试验所涉及的 18 个表型特征可以分成 4 类,见表 5。其中第 1 类在两个基因型植株中都表现出可塑性;第 4 类在两个基因型中都不具有可塑性;第 2 类和第 3 类则只在某一个基因型中表现出可塑性。

表 4 生态因子交互作用对两种基因型拟南芥各表型特征可塑性的影响

Table 4 Integrated effects of different ecological factors on phenotypic plasticity of main traits

| 发育变化<br>Dependent Variable | col-0              |             |        | ws-0              |             |        |
|----------------------------|--------------------|-------------|--------|-------------------|-------------|--------|
|                            | M ± SE             | F           | Sig.   | M ± SE            | F           | Sig.   |
| 抽苔天数 DB                    | 36.542 ± 0.955     | 4.6176 *    | 0.0139 | 29.101 ± 0.979    | 1.1715      | 0.3858 |
| 始花天数 DF                    | 42.425 ± 1.013     | 8.5460 **   | 0.0013 | 35.829 ± 1.039    | 2.1483      | 0.1168 |
| 果实开裂天数 DS                  | 95.050 ± 1.810     | 8.4847 **   | 0.0013 | 85.458 ± 1.678    | 3.0406 *    | 0.0438 |
| 抽苔时莲座叶数 LN                 | 9.458 ± 0.449      | 0.5241      | 0.7792 | 6.454 ± 0.473     | 0.1696      | 0.9869 |
| 抽苔时最长叶长 LL                 | 1.003 ± 0.049      | 0.6506      | 0.6900 | 0.808 ± 0.052     | 1.9343      | 0.1505 |
| 收获时各植株茎数 NB                | 2.232 ± 0.173      | 7.5167 **   | 0.0022 | 1.542 ± 0.169     | 2.6792      | 0.0642 |
| 收获时主茎叶数 LNMB               | 15.155 ± 1.486     | 1.1574      | 0.3935 | 11.292 ± 1.450    | 4.7139 **   | 0.0094 |
| 收获时主茎分枝数 BNMB              | 1.458 ± 0.143      | 2.2662      | 0.1137 | 1.458 ± 0.143     | 11.3265 *** | 0.0002 |
| 生物量 GBP                    | 0.069 ± 0.008      | 3.1714 *    | 0.0466 | 0.021 ± 0.008     | 1.7126      | 0.1970 |
| 地上地下比 S:R                  | 30.541 ± 1.354     | 4.4835 *    | 0.0154 | 40.108 ± 1.752    | 0.9182      | 0.5252 |
| 第三朵花花瓣长 LP                 | 0.107 ± 0.004      | 0.6878      | 0.6643 | 0.096 ± 0.004     | 1.1843      | 0.3797 |
| 第三朵花花萼长 LS                 | 0.178 ± 0.004      | 1.2356      | 0.3594 | 0.143 ± 0.004     | 0.4095      | 0.8786 |
| 各植株角果数 NS                  | 75.499 ± 9.070     | 28.7921 *** | 0.0000 | 22.564 ± 7.226    | 2.9920 *    | 0.0461 |
| 最长角果长度 LLS                 | 1.346 ± 0.028      | 1.5446      | 0.2516 | 1.083 ± 0.026     | 1.3383      | 0.3134 |
| 最长角果成熟籽粒数 NMS              | 44.049 ± 1.577     | 0.9037      | 0.5258 | 36.118 ± 1.437    | 1.1991      | 0.3728 |
| 最长角果败育籽粒数 NAS              | 2.282 ± 0.437      | 4.6464 *    | 0.0136 | 2.435 ± 0.398     | 0.4054      | 0.8812 |
| 角果平均籽粒数 ANMS               | 36.404 ± 1.903     | 2.9329      | 0.0582 | 30.775 ± 1.655    | 0.7312      | 0.6504 |
| 种子数 TSN                    | 2522.461 ± 360.766 | 10.2994 *** | 0.0006 | 777.583 ± 338.881 | 2.4296      | 0.0846 |

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$

表 5 拟南芥 18 个表型特征的整合与关联

Table 5 Integration and association among the examined phenotypic traits

|        |               | Col-0 +                                                                  | Col-0 -                                                                                             |
|--------|---------------|--------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Ws-0 + | 第 1 类 Class 1 | 平均角果数 NS, 果实开裂天数 DS                                                      | 第 2 类 Class 2 主茎叶数 LNMB, 主茎分枝数 BNMB                                                                 |
| Ws-0 - | 第 3 类 Class 3 | 抽苔天数 DB, 始花天数 DF, 茎数 NB, 生物量 GBP, 地上地下生物量之比 S:R, 角果平均败育籽粒数 NAS, 种子总数 TSN | 第 4 类 Class 4 抽苔时莲座叶数 LN, 抽苔时最长叶长 LL, 第三朵花萼长 LS, 第三朵花花瓣长 LP, 最长角果长 LLS, 角果平均籽粒数 ANMS 及最长角果成熟籽粒数 NMS |

表 5 所列分类模式不仅直观地说明 Col-0 比 ws-0 有更多的表型特征对生态因子的交互作用具有可塑性,而且还在一定程度上揭示了同一基因型中各表型特征之间的关联。比如在第 3 类的各个表型特征之间有一条明显的因果链:抽苔与始花代表植株从营养生长阶段向生殖生长阶段的过渡,前一阶段是决定植物体生物量及地上部分与地下部分生物量比的关键时期,而这两个特征无疑又将对种籽的数量与发育产生直接影响。由此因果链串联起来的各表型特征在 ws-0 中是不具可塑性的,而在 col-0 中具有可塑性。此外,第 3 类中的植株茎数与第 2 类的两个表型特征,即主茎叶数和主茎分枝数,在同一基因型的表型可塑性对策中是一种互补的关系。

### 3 讨论与结论

环境因子与基因型的共同作用导致生物体表型特征表现出一定的可塑性。土壤水分主要影响植物体构件数目;受盐分影响最显著的表型集中反映了植株的适合度;光照条件则主要通过作用于植物体的物候性状



而对其发育速度产生影响。该研究结果与前人的研究结果<sup>[13]</sup>一致。生态因子对植物表型特征影响的针对性是各生态因子对植物表型可塑性交互作用的基础,可能与特定生态因子对植物的生态意义密切相关。

自然状态下,生态因子对生物体往往是综合起作用的<sup>[14]</sup>。作为生物体表型的重要特征,可塑性面临的也是特定生态因子组合的综合影响。以往表型可塑性研究通常是就特定生态因子对特定表型特征的独立影响展开的。在前人 CO<sub>2</sub> 加富试验研究<sup>[15]</sup>的基础上, M, Gabriela Bidart-Bouzat 研究了 CO<sub>2</sub> 加富与植食性昆虫取食作用对拟南芥植株适合度的综合作用<sup>[16]</sup>, CO<sub>2</sub> 加富对拟南芥适合度(用植株体莲座生物量、种籽数量等表型特征衡量)的有利影响将会被抵消。该研究以及一些其它的类似研究结果<sup>[16]</sup>有力地说明了为什么应该关注各种生态因子的交互作用。研究结果发现,一方面,对某些特定生态因子的独立作用具有可塑性的表型特征在对它们的交互作用做出响应时,却可能不再表现出可塑性特征。比如主茎分枝数响应于水分和盐分的独立作用时是可塑的,而对水分和盐分的交互作用却没有可塑性反应。这种情况可能是因为表型响应于不同生态因子的可塑性方向相反,也可能是由于生态因子间的补偿作用所致。另一方面,对某表型特征无显著影响的两个生态因子其交互作用却可能对该特征有着显著的影响。土壤水分或盐分的独立作用却对该表型特征没有显著影响,二者的交互作用却使该特征表现出明显的可塑性响应。

沿水分梯度的变化植物体表型可塑性的方向及程度(表现为反应范式曲线倾斜方向及斜率)多次发生明显改变。将水分因子作用于植物体表型可塑性的这一特点称为“区段性”。以水分因子对 col-0 发育速度的影响为例对“区段性”进行分析:充沛的水分条件为植物体的发育提供了有利保障,因而在水分梯度 1 下,植物体能较为快速地完成其生长发育过程;在水分梯度 2 的情况下,水分供应不充分,但是并不至于对植物体的生存构成威胁,因而植物体发育速度有所减缓,以时间换取发育空间;当土壤含水量维持在田间持水量的 45% 左右时,植物体发育速度加快,提前繁殖以逃避不利的环境条件,从而在该水分梯度下出现了发育速度的另一个高峰;土壤含水量进一步下降,低至田持的 30% 时,水分条件对植物体的生长发育构成胁迫,生长发育速度被迫放缓。抽苔天数、始花天数等相关表型特征的反应范式曲线随着水分梯度的变化改变其斜率或者方向,表现出“区段性”。“区段性”说明生态因子对生物体表型可塑性的影响与其自身水平高低直接相关。“区段性”是否是生态因子作用于生物的普遍特征尚有待进一步研究。如果这种“区段性”广泛存在于生态因子对于生物的作用中,该发现将是对现有生态因子作用的阶段性观点的补充与完善。通常人们是从时间角度上理解生态因子作用的阶段性的:特定生态因子对处于不同发育时期的生物具有不同的影响;同时生物在不同的发育时期对特定生态因子的需求也有所不同。

植物表型可塑性 Bradshaw-Sultan 效应理论<sup>[17]</sup>认为,植物体某些关键表型特征的相对稳定性是以另外一些特征可塑性的升高为代价的,前者一般而言与植物适合度的关系更为紧密。本项研究结果为该理论提供了实验证据。所考察的 18 个表型特征,对实验所涉及的 4 个生态因子及它们的交互作用,抽苔时莲座叶数与角果平均籽粒数等 2 个表型不受其中任何一个的影响,表现出相对稳定性;其它多数表型特征则对 1 个或多个生态因子表现出明显的可塑性。可以认为,抽苔时莲座叶数和角果平均籽粒数分别属于拟南芥营养生长阶段和生殖生长阶段的关键表型,在衡量或者评价植株适合度时应给予相应的重视。

根据植物表型特征响应于生态因子的交互作用时是否表现出明显的可塑性,可以将它们划分为“具可塑性的”和“相对稳定的”两大类型。同类表型特征之间的关联问题是可塑性研究中表型整合理论<sup>[18]</sup>的基本问题。通过对比研究,本实验将拟南芥的 18 个表型特征分成 4 个不同的类型。虽然这一分类模式尚不成熟,但仍可用来对各表型特征之间在可塑性表达方面的一些联系进行初步分析,并且发现表型关联与相关表型在植物体发育过程的次序性密切相关。据此我们推测植物体在形态发生过程中,会调用一套综合感知并响应环境信息的机制。该机制及其调用可能就是生态因子交互作用对植物体表型可塑性产生影响的开始,这对了解生态因子交互作用对植物体表型可塑性的影响具有重要意义,值得进一步探索。

## References:

- [1] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.*, 1965, 13: 115 — 155.

- [ 2 ] Sultan S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 1987, 21: 127 — 178.
- [ 3 ] Pigliucci M, Kolodyska A. Phenotypic plasticity and integration in response to flood conditions in natural accessions of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae). *Annals of Botany*, 2005, 90: 1 — 9.
- [ 4 ] Sultan S E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 2003, 5(1): 25 — 33.
- [ 5 ] Via S R, Gomulkiewicz G De Jong. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10: 212 — 217.
- [ 6 ] Pigliucci M, Schlichting C D. Reaction norms of *Arabidopsis* VI. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, 1996, 76: 427 — 436.
- [ 7 ] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 2000, 5: 537 — 542.
- [ 8 ] Moriuchi K S, Winn A A. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist*, 2005, 166: 149 — 158.
- [ 9 ] Chapin F S, Bloom A J, Field C B, *et al.* Plant responses to multiple environments factors. *BioScience*, 1987, 37: 49 — 57.
- [ 10 ] Lin D Y. *Pedology: A Laboratory Manual*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2004. 97 — 98.
- [ 11 ] Hoffmann M H, Tomiuk J, Heike Schmuths, *et al.* Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Oecologica*, 2005, 28: 181 — 187.
- [ 12 ] Quinn G P, Keough M J. Jiang Z G, Li C W, Zeng Y translated. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Beijing: Higher Education Press, 2003. 63 — 65.
- [ 13 ] Pigliucci M, Whitton J, Schlichting C D. Reaction norms of *Arabidopsis* I. plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolution Biology*. 1995, 8: 421 — 438.
- [ 14 ] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, *et al.* eds. *Basic Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2002. 7 — 8.
- [ 15 ] Ward J K, Strain B R. Effects of low and elevated CO<sub>2</sub> partial pressure on growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana* from different elevations. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 254 — 260.
- [ 16 ] Bidart-Bouzat M G. Herbivory modifies the lifetime fitness response of *Arabidopsis Thaliana* to Elevated CO<sub>2</sub>. *Ecology*, 2004, 85(2): 297 — 303.
- [ 17 ] Huber H, Kane N C, Heschel M S, *et al.* Frequency and micro-environmental pattern of selection on plastic shade-avoidance traits in a natural population of *Impatiens capensis*. *American Naturalist*, 2004, 163: 548 — 563.
- [ 18 ] Pigliucci M. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London. 2001: 172 — 174.

#### 参考文献:

- [ 10 ] 林大仪. 土壤学实验指导. 北京: 中国林业出版社, 2004. 97 ~ 98.
- [ 12 ] Gerry P Quinn, Michael J Keough. 蒋志刚, 李春旺, 曾岩主译. 生物实验设计与数据分析. 北京: 高等教育出版社, 2003. 63 ~ 65.
- [ 14 ] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟等编著. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社, 2002. 7 ~ 8.