

水分胁迫条件下草莓克隆分株间水分调控 及其对光合功能的影响

毛舒燕^{1,2}, 刘东焕³, 姜闯道^{1,*}, 石 雷¹, 张金政¹, 邢 全¹, 刘立安¹

(1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 北京市植物园, 北京 100093)

摘要:以盆栽草莓 (*Fragaria × ananassa*) 为材料研究了水分胁迫下克隆植物草莓母株和子株间的水分调控机制及其与碳同化、光系统 II 激发能分配的关系。实验材料分为匍匐茎连接和剪断两个大组, 进行两步实验。第 1 步实验, 对连接组和剪断组的所有母株控水, 子株充分供水; 4d 后进入第 2 步实验, 把连接组分为两小组, 对其中一组充分供水子株开始控水, 另一组保持不变。结果表明, 土壤干旱引起母株叶片失水, 并使其净光合速率和气孔导度显著降低。但是连接组中供水良好的子株能有效缓解缺水母株的水分胁迫。当供水良好的子株也开始受到干旱处理的时候, 则会加剧与之相连母株的水分胁迫。受胁迫母株可以通过加强渗透调节能力和降低水势从相连子株获取水分。虽然土壤干旱会造成受胁迫母株叶片脱落酸 (abscisic acid, ABA) 含量的大幅度增加, 但是与之相连子株的叶片 ABA 含量并没有增加; 并且气孔导度与 ABA 变化趋势一致。(1) 草莓母株和子株间的水分运输是由二者的水势差驱动的; (2) ABA 不会通过匍匐茎在母株和子株间传递并影响相邻子株气孔导度; (3) 在水分异质性较大情况下, 生理整合可明显提高克隆系统的碳同化能力和光系统 II 激发能利用效率。

关键词:水分胁迫; 光合作用; 水势; ABA; 克隆植物

文章编号: 1000-0933(2009)12-6446-12 中图分类号: Q948 文献标识码: A

The effects of water stress on water translocation and photosynthetic characteristics between clonal ramets in Strawberry

MAO Shu-Yan^{1,2}, LIU Dong-Huan³, JIANG Chuang-Dao^{1,*}, SHI Lei¹, ZHANG Jin-Zheng¹, XING Quan¹, LIU Li-An¹

1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Beijing Botanical Garden, Beijing 100093, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6446 ~ 6457.

Abstract: To further explore the water regulation mechanism of clonal plant and its effects on carbon assimilation and excitation energy distribution under water stress, the pair of strawberry (*Fragaria × ananassa*) ramets was utilized (the elder ramet was referred as mother and the other as daughter), in which the stolons between ramets was either cut (unconnected group) or left intact (connected group). At first, the daughter ramet in each pair was well watered and the mother ramet was exposed to soil water deficit. Four days later, the connected group was further subdivided into two groups, and part irrigated daughters were continually watered, and the other daughters began to suffer from soil water shortage gradually. Our results reveal that soil drying caused leaf dehydration in mother ramets and significantly decreased its photosynthetic rates and stomatal conductance. The well-watered daughter ramets in connected groups alleviated the water stress in mother ramets effectively. When the well-watered daughter ramets in the connected group began to dry gradually, the water stress of their connected mother ramets was significantly aggravated. Water uptake of stressed mother ramet was

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770223 和 30871455); 中国科学院知识创新重要方向性资助项目 (KSCX2-YW-N-044)

收稿日期: 2009-01-12; **修订日期:** 2009-04-20

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

dependent on the decrease in water potential and enhancement of osmotic adjustment of its own. Though soil drying resulted in a substantial accumulation of ABA in water stressed ramets, but there was no ABA increasing in connected ones. And the stomatal conductance had the similar changing tendency with leaf ABA content. Accordingly, we concluded that: (1) Water translocation between the connected ramets may be determined by the gradients in water potential; (2) ABA produced in water-stressed ramet could not be delivered to the adjacent and connected ramet and affect its stomatal behavior; (3) Under heterogeneous wet conditions, water physiological integration between clonal ramets would significantly improve the carbon assimilation of entire clonal system and excited energy utilizing efficiency of PS II.

Key Words: water stress; photosynthesis; water potential; ABA; clonal plant

克隆植物是指在自然生境条件下,能通过营养繁殖产生与其“母性”个体在基因上完全一致新个体的植物^[1~4]。它突出的特点之一就是这些由横生茎或根状茎相连接的分株之间可以发生物质交换,即生理整合^[4~8]。克隆植物正是通过这种有别于非克隆植物的生理特性实现多分株间的资源共享和重新分配^[8~11]。水分作为重要的环境因子直接影响植物的生长和发育,克隆植物的水分生理整合研究对理解克隆整合发生和调节机制有着非常重要的意义。早在 1981 年, Tietema 等人^[12]用酸性品红作为示踪染料研究苔草的生理整合特性时就发现水分可以通过横生茎沿着水势梯度流向分株。随后 Alpert 和 Mooney^[8]; Headley^[13]; Lau 和 Young^[14]等人的研究也证实了以上的观点,并把水势梯度作为分株间水分传递的证据。但是, de Kroon 等人^[11]认为分株间的水分传递与水势无关,因为他们没有观察到明显的水势差异。因此,关于水势是否是克隆植物分株间水分传递的驱动力还存在分歧。

事实上,植物水分调控主要包括水分吸收和散失两个方面。除水分吸收外,植物还可以通过调节蒸腾速率控制水分散失速度,从而维持体内水分平衡。在干旱胁迫下,大量研究表明气孔开闭主要受随木质部汁液流入叶片中的脱落酸(abscisic acid, ABA)调控^[15~18],但以往 ABA 信号的研究多集中在单个植物体,而本研究则试图阐述水分胁迫条件下 ABA 在克隆植物分株间能否通过生理整合发生传递,从而调节相连分株的气孔运动 and 水分平衡。

水分胁迫导致的水分失衡会抑制光合作用中光能转换、电子传递、光合磷酸化和暗反应等一系列过程,而造成光合速率的下降^[19~23]。但是对于克隆植物而言,由于具有生理整合作用其水分调节机制很可能较非克隆植物更为复杂,因此希望揭示这种复杂的调节机制下克隆植物光合能力的变化及其与生态适应性的可能关系。

因此,本实验以克隆植物草莓为材料,通过水分胁迫处理和剪断匍匐茎的方法,分析草莓克隆分株的水分状况、气体交换、叶绿素荧光猝灭动力学以及叶片 ABA 含量等参数,揭示水分胁迫条件下克隆分株间的水分调控机制以及这种水分调控对分株及克隆系统碳同化的影响,并在此基础上探讨了这种调控的生态学意义。

1 材料和方法

1.1 实验材料

采用草莓(*Fragaria × ananassa*)为实验材料,培养基质为草炭土和沙子 4:1 混匀,培养盆大小为(直径 28cm × 高 27cm),每盆一棵,在遮雨棚内培养,光照条件日间最大 $1200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,温度 22 ~ 35℃,平均湿度 50%。4 ~ 6 月份培养,植株开始抽生匍匐茎,把新抽生的一根匍匐茎压入新盆培养基质,去除其他抽生匍匐茎,促进唯一的克隆子株生长,两个月后待子株长成和母株同样大小的时候(株高 20cm 左右,5 片复叶以上)开始实验。在此期间,进行正常的水肥管理。

1.2 实验设计

实验过程中挑选生长均一、并有匍匐茎连接的“母株-子株”实验单元作为实验材料,然后分成两个实验处理组,一组保持匍匐茎的连接状态,即为连接组;一组则把母株和子株间的匍匐茎剪断,即为剪断组。实验第 1 阶段,对所有草莓母株进行自然干旱处理,对所有子株正常浇水。4d 后进入实验第 2 阶段,把连接组再分为

两组,其中连接1组,母株保持自然干旱,子株继续正常浇水;连接2组,母株自然干旱的同时,对其子株也进行自然干旱处理。同时剪断组继续进行干旱处理。每隔1天测定1次,全程共监测6次,历时10d。

实验共分3轮进行,第1轮测定土壤、叶片相对含水量和叶片 ABA 含量;第2轮在继续监测土壤相对含水量的基础上进行气体交换、叶绿素荧光猝灭动力学和水势、饱和渗透势测定。第3轮在继续监测土壤水分和叶片气体交换的基础上进行水势、饱和渗透势重复测定。每轮实验中都设有和其他轮实验相交叉的实验数据,3轮实验之间的数据趋势具有可重复性。文中只显示第1轮和第2轮实验的数据。

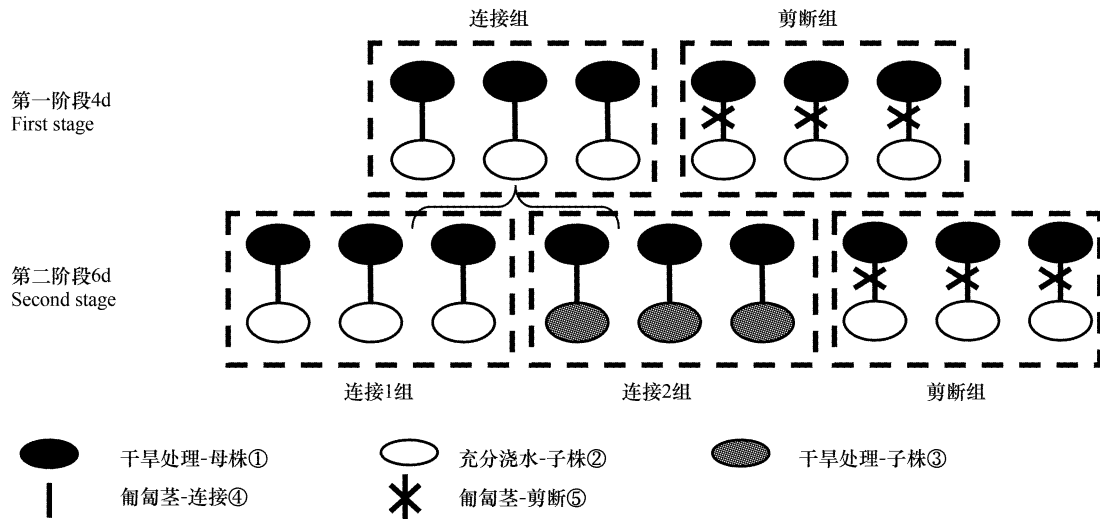


图1 实验处理设计图*

Fig. 1 The design of the experiment treatments

①Drought treatment-genets; ② Well watered-ramets; ③ Drought treatment-ramets; ④ Stolons-connected; ⑤ Stolons-snipped; 连接组: Connected group; 剪断组: Snipped group; 连接1组: Connected group I; 连接2组: Connected group II

1.3 气体交换参数的测定

采用 LI-6400 (LI-COR, USA), 在 8:00 到 11:00 之间, 叶片没有发生光抑制之前, 选取植株中层受光良好的功能叶进行测定。测定时避开主脉。采用外置光源, 设定光强为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (饱和光强), 温度在 $28 \sim 33^\circ\text{C}$ 之间, 湿度在 $40\% \sim 80\%$ 之间, 大气 CO_2 浓度在 $360 \sim 400 \mu\text{mol/mol CO}_2$ 之间。同时测得净光合速率 (P_n), 气孔导度 (G_s), 蒸腾速率 (T_r) 等参数。每个处理测 6 个重复。

1.4 荧光参数的测定

荧光参数采用 LI-6400 便携式光合仪 (LI-COR, USA) 的荧光叶室测定。破晓前叶片经过一晚的暗适应后, 在弱调制光下诱导测定 F_0 , 此时 PS II 反应中心全部处于开放状态。然后以饱和脉冲光激发, 使原初电子受体 Q_A 全部处于还原状态, 得到最大荧光 (F_m)。在 8:00 到 11:00 待光合作用稳定之后, 测定光合速率的同时, 用饱和脉冲光闪光, 使 Q_A 处于瞬时最大还原状态得到的荧光值为 F_m' , 当荧光下降达到稳态时的荧光值为 F_s , 然后开启远红光, 优先激发光系统 I, 使 PS II 反应中心处于开放状态得到 F_0' 。以上测定均在同一叶片同一部位进行。根据以上荧光参数, PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 按 Genty 等^[24] 和 Demmig-Adams 等^[25] 公式计算。非光化学猝灭 NPQ 采用公式 $NPQ = F_m/F_m' - 1$ 计算而得。测量方法参照姜闯道等^[26,27]。每个处理测 6 个重复。

1.5 土壤相对含水量测定

采用称重法测定, 每个处理测 3 个重复。实验前, 给各盆浇透水, 待各盆没有水分从盆底流出时, 称取各盆的饱和鲜重, 然后定期称取盆重, 根据实验前测得本实验土壤的饱和含水量, 计算得出各盆的干重, 最后根据公式: 土壤相对含水量 = (鲜重 - 干重) / (饱和鲜重 - 干重) $\times 100\%$, 计算得到各盆的土壤相对含水量。

1.6 叶片水分状况测定

选取植株中层受光良好的功能叶作为测定叶片。每个处理选 3 盆,每盆选 2 片功能叶进行测定。叶片相对含水量采用称重法测定,取下离体叶片,立即称出鲜重,然后浸入蒸馏水中,浸泡 12h,饱和至恒重,取出擦干,称出饱和鲜重,放入烘箱 105℃ 杀青 15min,然后 85℃ 烘干 12h,取出称干重。用公式:叶片相对含水量 = (鲜重 - 干重) / (饱和鲜重 - 干重) × 100% 求得叶片相对含水量。每个处理测 3 个重复。

水势,采用 HR-33T 露点微伏压计测量(Wescor, USA),用打孔器打下叶圆片(直径 6mm),立即放入叶室中,拧紧叶室,平衡 1h 后测量。同时记录 μV 值和温度,用公式:校正读数 = 实际测定读数 / (0.325 + 0.027T),校正为 25℃ 时的读数,然后除以 -0.75 得到水势值(Pa)。每个处理测 3 个重复。

饱和渗透势也采用 HR-33T 露点微伏压计测量。取待测叶片浸入蒸馏水中 12h,待其饱和后,取出擦干,放入干燥的自封袋,挤出空气,放入 -20℃ 冰箱冰冻 12h 后取出,放入 5ml 玻璃注射器挤出汁液,用移液枪取 5 μl ,滴在事先放在叶室中的定性滤纸小圆片上(直径 6mm),拧紧叶室,平衡 1h 以后测量。记录及换算同水势的测量。每个处理测 3 个重复。

渗透调节能力采用公式:渗透调节能力 = 对照饱和渗透势 - 干旱饱和渗透势^[28]。

其中对照饱和渗透势是指没有受到水分胁迫叶片的饱和渗透势。即实验开始当天测得的叶片饱和渗透势。

1.7 ABA 含量的测定

在干旱处理 0、2、4、6、8、10d,在进行其他实验测定和取样之前,每个处理选 3 盆,每盆选 2 片功能叶,将同株 2 片功能叶剪成小块混匀,取样 0.5g,迅速冻存于液氮中,用于 ABA 含量的测定。ABA 含量的测定委托中国农业大学生物科学学院测定(采用酶联免疫法测定)。每个处理测 3 个重复。

1.8 统计分析

数据通过 SPSS (Version 15.0) 进行方差分析(One-way ANOVA)检验其差异显著性,并采用 Duncan 多重比较进行所需的后续检验($P = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 土壤相对含水量和叶片相对含水量的变化

如图 2-a 所示,干旱处理使得剪断组和连接 1 组母株土壤相对含水量(SRWC)逐渐下降到 40% 左右,而供水良好的子株土壤水分状况保持恒定。当连接 2 组子株开始控水后,其土壤含水量快速下降,控水第 10 天,子株与其相连的母株 SRWC 差异已经较小(图 2-b)。为了检测土壤干旱对植株的水分状况影响,测量了各阶段各处理植株的叶片相对含水量(LRWC)(图 2-c, 2-d),结果表明水分胁迫条件下的剪断组母株 LRWC 逐渐下降到 48%,而连接 1 组母株的 LRWC 并没有随着其 SRWC 的下降而下降,而是保持相对恒定。第 2 阶段对连接 2 组的子株开始控水后,该组母株和子株 LRWC 同时下降。

2.2 水势,饱和渗透势和渗透调节能力的变化

如图 3-a 所示,随着剪断组和连接 1 组母株水分胁迫的加剧,叶片的水势呈下降的趋势,不控水子株水势保持恒定,使得两组中的母株水势都低于子株,剪断组、连接 1 组母株与子株的水势差分别达到 1.82MPa 和 1.1MPa。很显然,连接 1 组母株水势显著高于剪断组母株($P < 0.05$)。随着连接 2 组子株的自然干旱进程,连接 2 组的子株水势快速降低,同时其母株水势也随之降低,母株和子株之间的水势差迅速减小至 0.35MPa(图 3-b)。

同时干旱导致剪断组和连接 1 组的饱和渗透势大幅降低(图 3-c)、渗透调节能力增强(图 3-e),但是连接 1 组母株的饱和渗透势降低幅度小于剪断组母株(图 3-c)。连接 2 组子株的自然干旱,使得连接 2 组的母株和子株的饱和渗透势都在降低,而子株降低的更快(图 3-d)。两个连接组相比,连接 2 组母株和子株的渗透调节能力均高于连接 1 组的母株和子株($P < 0.05$)(图 3-f),这可能与连接 2 组两株都在控水,二者之间存在一定的水分竞争有关。

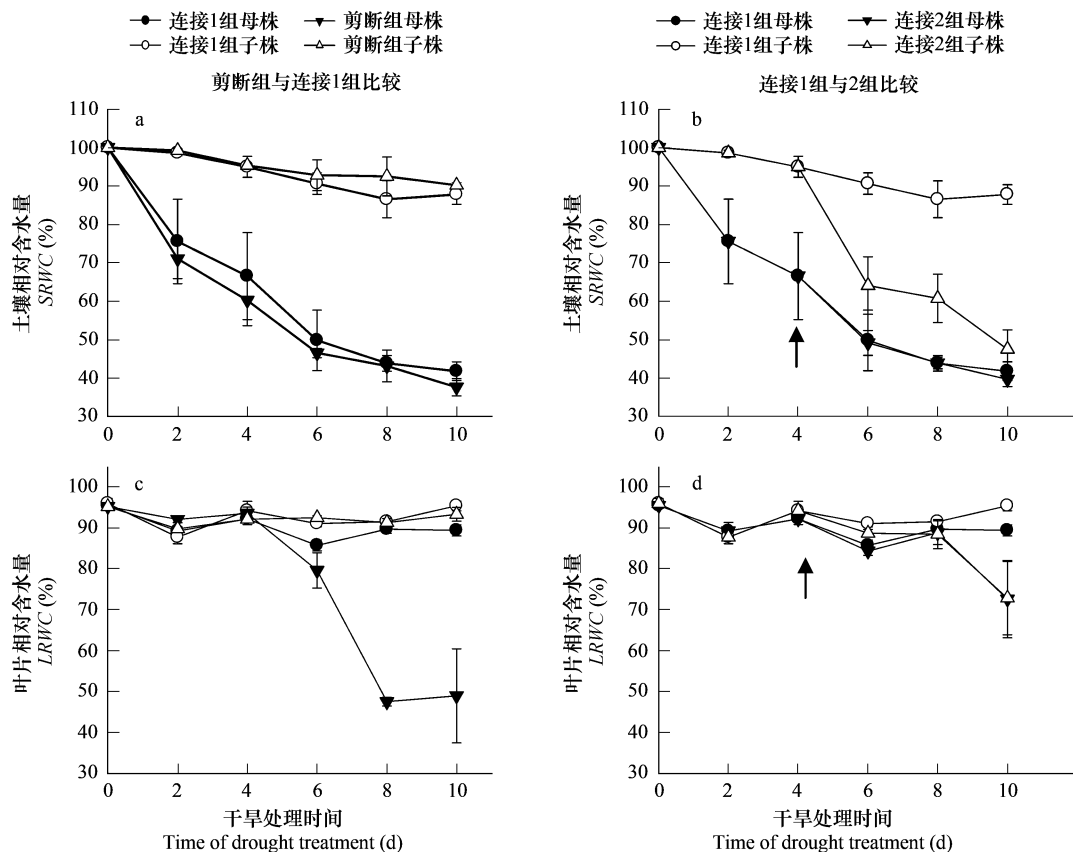


图2 不同处理对草莓土壤相对含水量(SRWC)和叶片相对含水量(LRWC)的影响

Fig. 2 Effect of different treatments on soil relative water content (SRWC) and leaf relative water content (LRWC) of strawberry

箭头处连接2组子株开始控水进入第二步实验;平均值 $\pm$ SE, $n=3$ Arrows give the point that the ramets in connected group II begin to dry; Means $\pm$ SE, $n=3$

剪断组母株 genets in unconnected group, 剪断组子株 ramets in unconnected group, 连接1组母株 genets in connected group I, 连接1组子株 ramets in connected group I, 连接2组母株 genets in connected group II, 连接2组子株 ramets in connected group II

2.3 气体交换的变化

随着剪断组和连接1组母株干旱的加剧,母株净光合速率呈下降趋势,而子株净光合速率保持在较高水平;两组相比,连接1组的母株净光合速率比剪断组高 $4.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图4-a),二者差异显著($P < 0.05$)。对连接2组子株的控水,造成连接2组的母株和子株的净光合速率开始同时下降,并且低于子株供水良好的连接1组(图4-b)。气孔导度以及蒸腾速率的变化趋势与净光合速率相同(图4)。

2.4 叶绿素荧光动力学的变化

如图5-a,5-b,充分暗适应下测得的PS II最大光化学效率 F_v/F_m 各组之间没有显著性差异,除了最后重度干旱的剪断组母株 F_v/F_m 降到0.631以外,其他各组母株和子株在实验期间 F_v/F_m 均保持在0.83左右的正常范围内。

光下测得的叶绿素荧光猝灭参数表明,干旱使得剪断组和连接1组母株开放的PS II反应中心的激发能捕获效率(F_v'/F_m'),PS II实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$),光化学猝灭系数(qP)均低于各组子株(图5-c,5-e,5-g),而非光化学猝灭(NPQ)高于各组子株(图5-i) ($P < 0.05$)。并且剪断组母株 $\Phi\text{PS II}$ 和 qP 低于连接1组母株($P < 0.05$)。对连接2组子株进行干旱处理,造成其 F_v'/F_m' , $\Phi\text{PS II}$ 和 qP 下降, NPQ 升高,且连接2组母株 F_v'/F_m' , $\Phi\text{PS II}$, qP 略有降低, NPQ 略有升高(图5-d,5-f,5-h,5-j)。

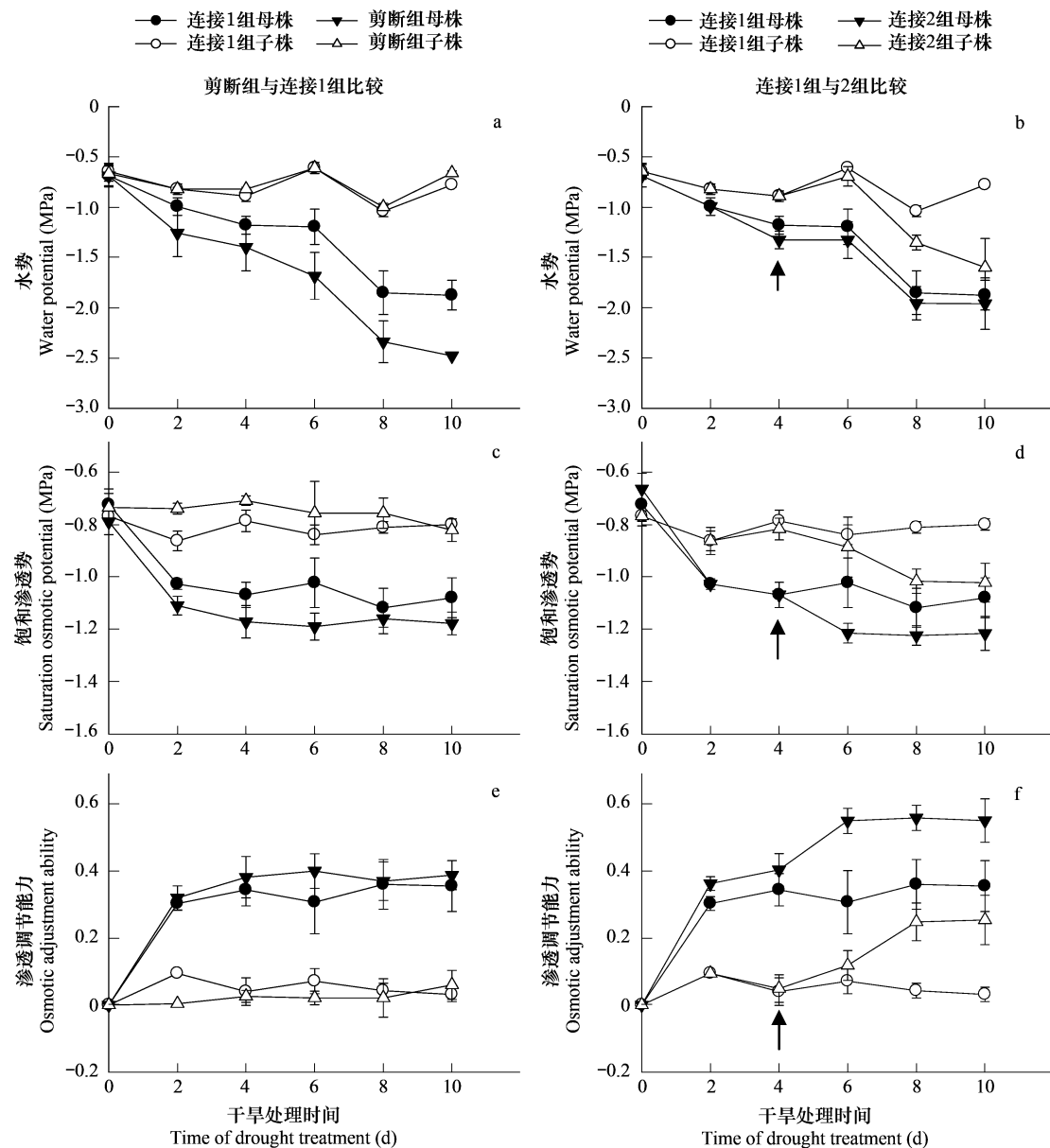


图3 不同处理对草莓叶片水势(ψ_w),饱和渗透势(ψ_s)和渗透调节能力($\Delta\psi_s$)的影响

Fig. 3 Changes in water potential (ψ_w), saturation osmotic potential (ψ_s) and osmotic adjustment ability ($\Delta\psi_s$) of leaves in strawberry

箭头处连接2组子株开始控水进入第二步实验;平均值 $\pm$ SE, $n=3$ Arrows give the point that the ramets in connected group II begin to dry; Means $\pm$ SE, $n=3$

剪断组母株 genets in unconnected group, 剪断组子株 ramets in unconnected group, 连接1组母株 genets in connected group I, 连接1组子株 ramets in connected group I, 连接2组母株 genets in connected group II, 连接2组子株 ramets in connected group II

2.5 叶片 ABA 含量的变化

如图6所示,干旱处理使得剪断组和连接1组母株叶片ABA含量显著提高($P<0.05$),分别提高153%和134%,而两者的子株均没有明显变化。与连接1组母株相比,剪断组母株ABA含量上升速度较快,且最大含量比连接1组母株高。连接2组子株的干旱导致该组母株和子株ABA含量都有所增加,并且其增加速度都快于连接1组。

2.6 不同处理间克隆系统总净光合速率的变化

如图7,把母株净光合速率和子株的净光合速率加起来得到一个总净光合速率($P_{n(M+D)}$),反映水分处理

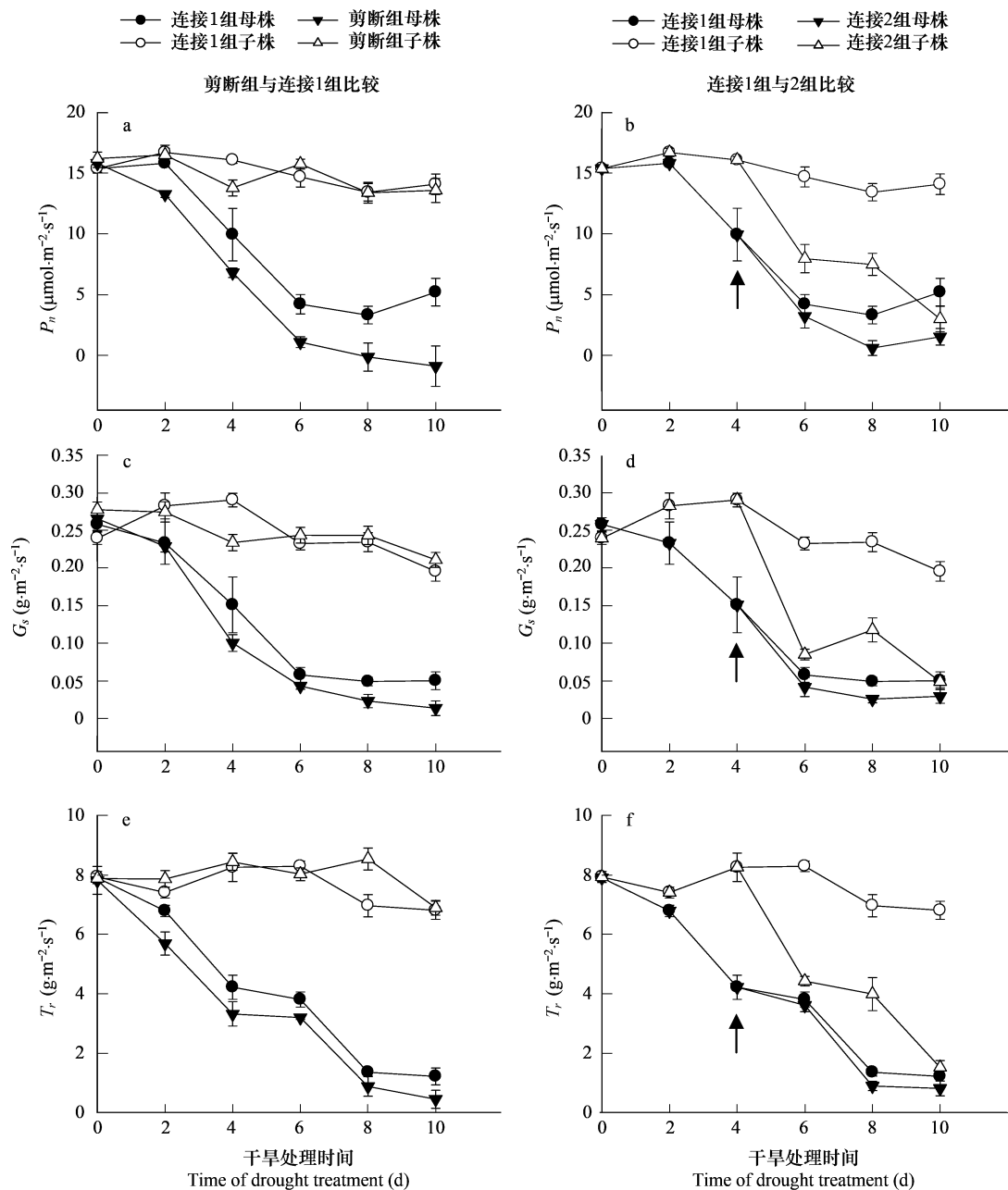


图4 不同处理对草莓叶片光合速率(P_n),气孔导度(G_s),蒸腾速率(T_r)的影响

Fig. 4 Changes in photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) in strawberry in different treatments

箭头处连接2组子株开始控水进入第二步实验; 平均值 $\pm$ SE, $n=6$ Measurements were performed at 8:30 a. m. to 11:30 a. m. Arrows give the point that the ramets in the connected group II began to dry; Means $\pm$ SE, $n=6$

剪断组母株 genets in unconnected group, 剪断组子株 ramets in unconnected group, 连接1组母株 genets in connected group I, 连接1组子株 ramets in connected group I, 连接2组母株 genets in connected group II, 连接2组子株 ramets in connected group II

对克隆系统净光合速率的影响。结果表明连接1组 $P_{n(M+D)}$ 要比剪断组 $P_{n(M+D)}$ 大 15%, 说明在同样的水分异质性较大的环境条件下, 发生水分生理整合的连接1组总净光合速率要显著高于剪断组 ($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 克隆分株间的水分调节机制

与非克隆植物相比, 克隆植物分株可以通过水分生理整合从其他相连的分株获取水分^[8,12,29,30]。在本实

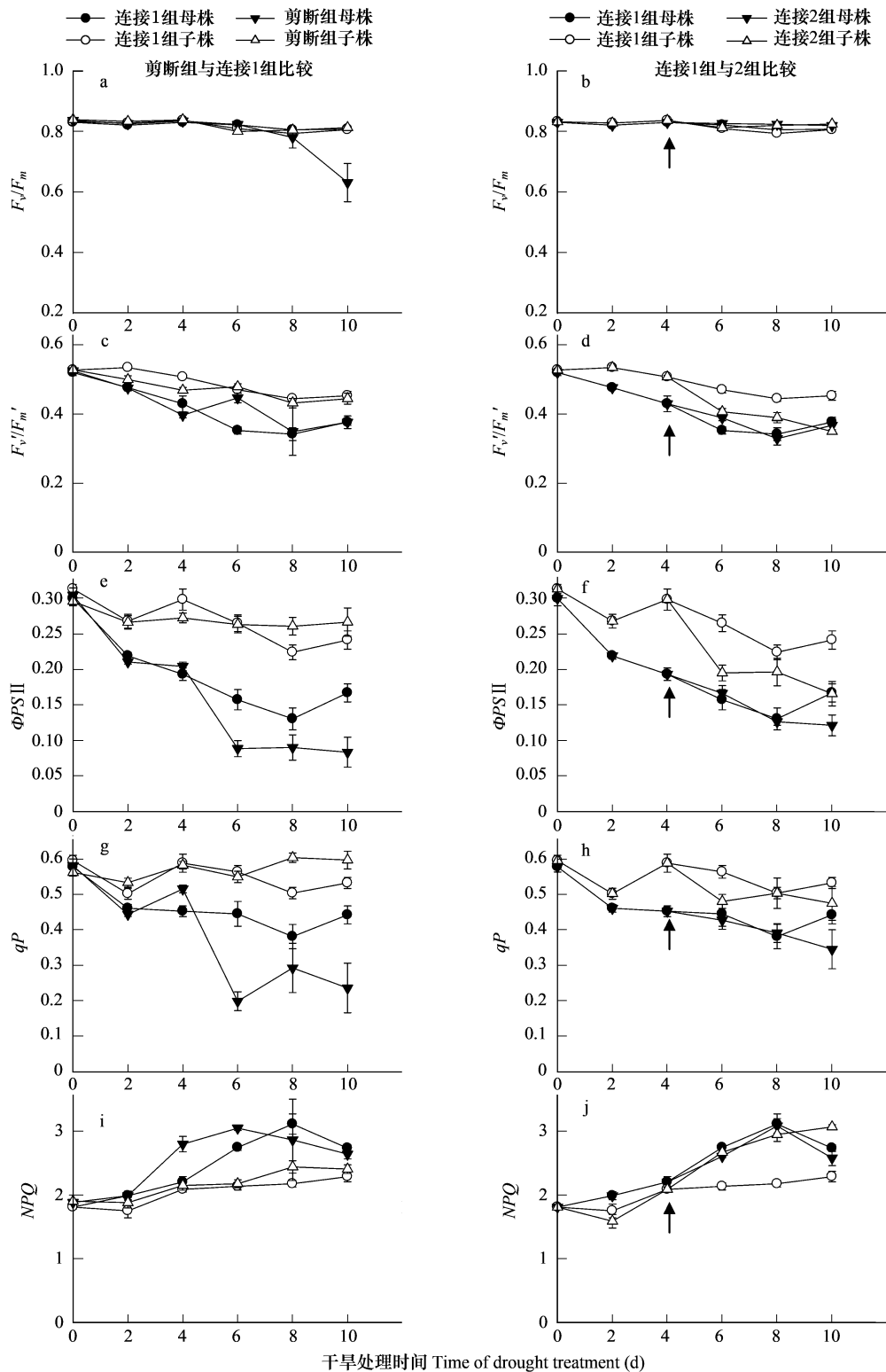


图5 不同处理对草莓 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、最大实际光化学效率(F_v'/F_m')、光化学淬灭(qP)、非光化学淬灭(NPQ)的影响
Fig. 5 Changes of the maximum quantum yield of PS II photochemistry (F_v/F_m), the efficiency of excitation energy capture by open PS II reaction centers (F_v'/F_m'), the actual photo system II efficiency (Φ_{PSII}), photochemical quenching (qP) and nonphotochemical quenching (NPQ) in strawberry leaves in different treatments

箭头处连接2组子株开始控水进入第二步实验; 平均值 $\pm$ SE, $n=6$ Arrows give the point that the ramets in connected group II begin to dry; Values are means $\pm$ S. E. ($n=6$)

剪断组母株 genets in unconnected group, 剪断组子株 ramets in unconnected group, 连接1组母株 genets in connected group I, 连接1组子株 ramets in connected group I, 连接2组母株 genets in connected group II, 连接2组子株 ramets in connected group II

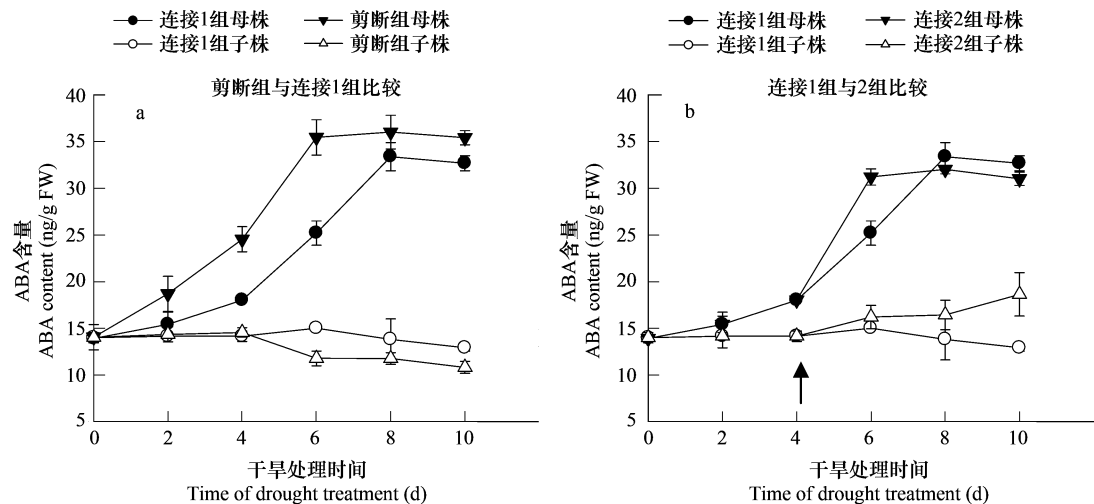


图6 不同处理对草莓叶片内 ABA 含量的影响

Fig. 6 Changes of the drought-induced ABA accumulation in strawberry leaves in different treatments

箭头处连接 2 组子株开始控水进入第二步实验; 平均值 $\pm$ SE, $n = 3$ Arrows give the point that the ramets in the connected group II begin to dry; Means $\pm$ SE, $n = 3$

剪断组母株 genets in unconnected group, 剪断组子株 ramets in unconnected group, 连接 1 组母株 genets in connected group I, 连接 1 组子株 ramets in connected group I, 连接 2 组母株 genets in connected group II, 连接 2 组子株 ramets in connected group II

验中, 连接 1 组母株的实际光化学效率和净光合速率明显高于剪断组母株; 此外, 剪断组母株在水分胁迫后期光系统 II 最大光化学效率大幅下降, 表明其发生了光合机构的伤害, 但在连接 1 组和 2 组中其母株光系统 II 最大光化学效率都没有发生显著下降, 以上数据均证明在连接组中确实发生水分传递, 这种水分传递一定程度上减缓了母株光合功能的丧失和光合机构的伤害。水势分析是研究克隆植物水分生理整合或水资源分享格局的有效手段^[31]。在连接 1 组中子株供水良好, 其水势和饱和渗透势都显著高于相连的母株 (图 3-a, 3-c), 暗示子株向母株的水分运输是沿着水势梯度由高水势向低水势流动, 从而使得连接 1 组母株维持较好的光合功能 (图 4-a)。而剪断组尽管也有较大的水势差, 但是由于其匍匐茎被剪断, 所以通过匍匐茎的水分传输无法进行, 因此胁迫条件下母株光合功能迅速丧失。当连接 2 组子株控水后, 子株的水势迅速下降, 此时子株和母株

之间的水势差减小 (图 3-b), 母株的净光合速率下降加剧 (图 4-b), 说明水势差的减小导致子株对母株水分传递量减少, 从而母株光合功能进一步丧失。因此可认为水势差是相连母株和子株间水分运输的主要驱动力, 并且水势差大小决定了子株向母株水分传递的量。但 de Kroon^[11] 等人采用氘示踪的方法对苔草属植物的研究发现, 分株间水分传递量与分株间的叶片水势差无关。可以注意到该实验使用压力室测定水势, 由于压力室测定水势重复性较差, 并且该实验重复量较少, 所以其结论可能与其水势测量不够精确有关。

尽管克隆植物分株间可以通过生理整合进行水分及其他资源的传递, 但是源分株向受胁迫分株的资源输出并不是无限制的^[32,33]。迄今, 水分胁迫条件下如何调控水资源传输并不清楚。本实验中, 当子株供水充分

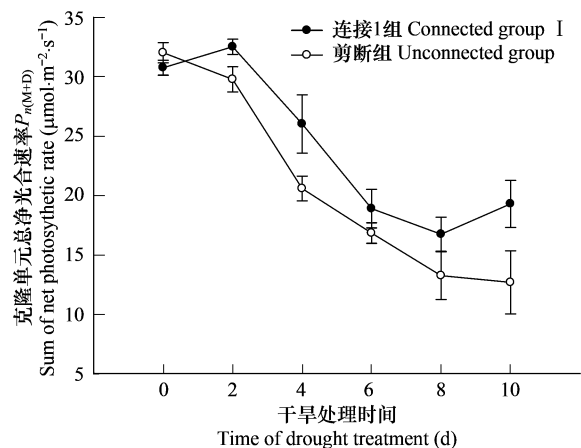
图7 “母株-子株”克隆系统总净光合速率 (母株的净光合速率与子株的净光合速率之和 $P_{n(M+D)}$)

Fig. 7 Sum of net photosynthetic rates in whole clonal plant

数据来自图 4-a; Means $\pm$ SE, $n = 6$ Data were obtained from Figs. 4-a; Means $\pm$ SE, $n = 6$

而母株经受水分胁迫时,母株渗透调节能力的增强(图 3-e),与子株间水势差的增加(图 3-a),有利于其从相连子株获取水分。当供水良好的子株也发生水分胁迫时,克隆植物系统整体水分资源不足,子株也会增强自身的渗透调节能力(图 3-f),使子株和母株之间的水势差减小(图 3-b),进而减少自身水分的外流。所以,母株和子株渗透调节能力的相对强弱直接关系到它们之间水资源的分配调控。

气孔运动及与此相关的蒸腾作用也是植物调节水分利用的重要措施。大量研究证明,气孔的运动主要受 ABA 含量的调控^[15~18,34]。实验结果显示,在连接 1 组中水分胁迫使得母株的叶片 ABA 含量大幅度提高,此时气孔导度和蒸腾速率大幅度下降,但是与其相连的供水良好的子株叶片 ABA 含量并没有因受到相连母株高 ABA 含量的影响而升高(图 6-a),且子株气孔导度和蒸腾速率也没有发生明显的变化(图 4-a,4-c),说明 ABA 信号很可能没有从母株传递到子株。基于此,ABA 很可能只是在调控个体气孔导度对干旱胁迫的响应中起作用,而对相连分株的气孔导度和蒸腾速率没有影响。de Kroon^[35]用莎草对克隆植物分株间氮素和水分的生理整合研究发现,高氮低水处理的分株并不能顺着氮素浓度梯度向低氮高水处理的分株传递氮素,并提出这是由于氮素在木质部的运输依赖于水分流动造成的。事实上,ABA 在植物体木质部内是顺着水势梯度由高水势向低水势传递的,而干旱的母株水势低于与之相连的供水子株,所以这可能是母株高含量 ABA 不能通过匍匐茎传递到子株并调控其气孔运动的重要原因。

除了 ABA 这种典型的化学信号调节,植物体内水流或水压信号也在气孔运动等调节过程中起重要的作用^[34,36,37]。本实验中,供水良好的子株自身的水势并没有受到相连干旱母株的影响而发生变化(图 3-a),因此干旱母株产生的逆境水压信号也不能通过水压变化传递到子株并对其气孔导度等生理状态产生影响(图 4-c)。再者,水压信号做为一种调节气孔运动的快速响应信号可能在本研究的缓慢干旱实验中也难以起作用。

3.2 克隆植物植株间的水分调节对植株碳同化的影响

水分胁迫是限制光合作用的重要环境因子。Cornic^[38]和 Lawlor^[39]的研究证明植物自身的土壤水分状况对其光合功能有着很大的影响。本实验中,剪断组和连接组中的控水母株其光合速率和 PS II 实际光化学效率都明显比非控水的子株低(图 4,图 5),并且土壤相对含水量的变化和 P_n 、 G_s 、 $\Phi PS II$ 的变化都呈极显著相关($R^2 = 0.8276$; $R^2 = 0.9321$; $R^2 = 0.8401$),这证明着自身土壤水分状况是导致其碳同化能力和 PS II 光能利用效率下降的一个主要原因,而碳同化能力的下降则进一步抑制光化学猝灭(图 5-g,5-h),提高非光化学猝灭(图 5-i,5-j),改变其激发能利用途径。从克隆植物整体来看,当连接组的子株充分供水条件下,母株的光合速率明显高于剪断组母株(图 4-a),PS II 光化学活性也较高(图 5-e)。当子株也受到水分胁迫时,控水母株的光合速率也随之快速下降(图 4-b);同时子株的光合速率、气孔导度、蒸腾速率以及 PS II 光化学效率等也受干旱母株的影响而急剧下降(图 4,5)。因此,克隆植物的碳同化和光系统 II 激发能分配不仅受自身土壤水分状况的影响,同时也受相连植株土壤水分状况的影响。

大量的研究证明,异质资源条件下分株间克隆植物生理整合带来的资源传递一定程度上缓冲了生境异质化对克隆植物的影响,进而增强了克隆植物整体的适应能力^[40~42]。从图 7 可以看出在母株控水而子株供水条件充分的情况下,由于子株对母株的水分输入缓解了母株的水分胁迫,使其维持了较高水平的净光合速率,最终使得连接 1 组比剪断组母株和子株净光合速率之和(P < 0.05)。所以,连接 1 组有效的分配和利用所占有的水资源是其保持比剪断组碳同化能力高的一个重要原因。这可能是克隆植物作为一种特殊的植物类群在水资源异质性较大的环境中占有优势地位的重要原因之一。

4 结论

综上,得到以下主要结论:(1)草莓母株和子株间的水分运输是由二者的水势差驱动的,并且通过改变叶片渗透调节能力来调控克隆植株间的水分传递;(2)ABA 不会通过匍匐茎在母株和子株间传递并影响相邻分株气孔导度;(3)水分异质性较大情况下,生理整合可明显提高克隆系统的碳同化能力和光系统 II 激发能利用效率。

References:

- [1] Cook R E. Growth and development in clonal population. In: Jackson JBC, Buss LW & Cook RE eds. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985. 259 — 296.
- [2] Li D Z, Takahashi S. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration. Grassland Science, 2003, 49(4): 395 — 402.
- [3] van Groenendael J, de Kroon H. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990.
- [4] Dong M, Yu F H. Concepts and glossaries of clonal plant. Journal of Plant Ecology (Chinese Version), 2007, 31(4): 689 — 694.
- [5] Marshall C, Sagar G R. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam. — A quantitative assessment. Journal Experimental Botany, 1968, 19(4): 785 — 794.
- [6] Caraco T, Kelly C K. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. Ecology, 1991, 72(1): 81 — 93.
- [7] Evans J P. The effect of total resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle Bonariensis*. Oecologia, 1992, 89(2): 265 — 276.
- [8] Alpert P, Mooney H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis*. Oecologia, 1986, 70(2): 227 — 233.
- [9] Stufur J F, Hutchings M J. Environmental heterogeneity and clonal growth: a study of the capacity for reciprocal translocation in *Glechoma hederacea* L. Oecologia, 1994, 100(3): 302 — 308.
- [10] Alpert P, Mooney H A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. Vegetatio, 1996, 122(1): 83 — 93.
- [11] de Kroon H, Franssen B, van Rheeën JWA, van Dijk A, Kreulen R. High levels of inter-ramet translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling. Oecologia, 1996, 106(1): 73 — 84.
- [12] Tietema T, Aa F van der. Ecophysiology of the sand sedge, *Carex arenaria* L. III. Xylem translocation and the occurrence of patches of vigorous growth within the continuum of a rhizomatous plant system. Acta Botanica Neerlandica, 1981, 30: 183 — 189.
- [13] Headley A D, Callaghan T V, Lee J A. Water uptake and movement in the clonal plants, *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. New Phytologist, 1988, 110: 497 — 502.
- [14] Lau R R, Young D R. Influence of physiological integration on survivorship and water relations in a clonal herb. Ecology, 1988, 69(1): 215 — 19.
- [15] Mishra G, Zhang W H, Deng F, et al. A Bifurcating Pathway Directs Absciscic Acid Effects on Stomatal Closure and Opening in *Arabidopsis*. Science, 2006, 312(5771): 264 — 266.
- [16] Robert M A, Jenny L M. Stomatal response to nonhydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance. Environmental and Experimental Botany, 2002, 47(3): 217 — 229.
- [17] Xiong Y C, Li F M, Zhang T, Xia C. Evolution mechanism of non-hydraulic root-to-shoot signal during the anti-drought genetic breeding of spring wheat. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 193 — 205.
- [18] Starck Z. Role of conducting systems in the transduction of long-distance stress signals. Acta Physiologica Plantarum, 2006, 28(3): 289 — 301.
- [19] Colom M R, Vazzana C. Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula*: photosynthesis and water relations. Plant Growth Regulation, 2001, 34(2): 195 — 202.
- [20] Griffiths H, Parry M A J. Plant responses to water stress. Annals of Botany, 2002, 89(7): 801 — 802.
- [21] Sánchez-Blanco M J, Ferrández T, Morales M A, et al. Variations in water status, gas exchange, and growth in *Rosmarinus officinalis* plants infected with *Glomus deserticola* under drought conditions. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(6): 675 — 682.
- [22] Flexas J, Ribas-Carbo M, Bota J, et al. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. New Phytologist, 2006, 172(1): 73 — 82.
- [23] Ke S S, Jin Z X. Effects of water stress and temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Sinocalycanthus chinensis* leaves. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(1): 43 — 49.
- [24] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem II photochemistry in leaves. Biochimica Biophysica Acta, 1989, 990: 87 — 92.
- [25] Demmig A B, Adams W W III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. Planta, 1996, 198(3): 460 — 470.
- [26] Jiang C D, Li P M, Gao H Y, et al. Enhanced photoprotection at the early stages of leaf expansion in field-grown soybean plants. Plant Science, 2005, 168(4): 911 — 919.
- [27] Jiang C D, Jiang G M, Wang X Z, et al. Increased photosynthetic activities and thermostability of photosystem II with leaf development of Elm seedlings (*Ulmus Pumila*) probed by the fast fluorescence rise OJIP. Environmental and Experimental Botany, 2006, 58: 261 — 268.

- [28] Ludlow M M, Chu A C, Clements R J, *et al.* Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1983, 10 (2): 119—130.
- [29] Tomoyuki Ohya, Keitaro Tanoi, Yousuke Hamada, *et al.* An analysis of long-distance water transport in the soybean stem using $H_{215}O$. *Plant Cell Physiology*, 2008, 49(5): 718—729.
- [30] Zhang Y C, Zhang Q Y, Yirdaw E, *et al.* Clonal integration of *Fragaria orientalis* driven by contrasting water availability between adjacent patches. *Botanical Studies*, 2008, 49(4): 373—383.
- [31] Zhu Z L, Li D Z. Water Physiology Integration and Its Ecological Effect of Clonal Plants. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2006, 26 (12): 2602—2614.
- [32] Ong C K, Marshai I C. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne*(L.). *Annals of Botany*, 1979, 43(2): 147—155.
- [33] Alpert P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, 1999, 120(1): 69—76.
- [34] Comstock J P. Hydraulic and Chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(367): 159—200.
- [35] de Kroon H, Kreulen R, van Rheenen, *et al.* The interaction between water nitrogen translocation in a rhizomatous sedge (*Carex flacca*). *Oecologia*, 1998, 116(1): 38—49.
- [36] Christmann A, Weiler E W, Steudle, *et al.* A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. *The Plant Journal*, 2007, 52(1): 167—174.
- [37] YAO C, Moreshet S, Aloni B. Water relations and hyraulic control of stomatal behaviour in bell pepper plant in partial soil drying. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(2): 227—235.
- [38] Cornic G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker N. R. and Bowyer J. R. eds. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publications, Oxford Press, 1994. 345—378.
- [39] Lawlor D W. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of Botany*, 2002, 89 (7): 871—885.
- [40] Dong M. Plant Clonal Growth in Heterogeneous Habitats: Risk-spreading. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 1996, 20(6): 543—548.
- [41] Wang C A, Li D Z. Research methods for physiological integration of clonal plants and their application. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2006, 12(4): 581—588.
- [42] Roiloa S R, Retuerto R. Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61(1): 1—9.

参考文献:

- [4] 董鸣, 于飞海. 克隆植物生态学术语和概念. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 689~694.
- [23] 柯世省, 金则新. 水分胁迫和温度对夏蜡梅叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 43~49.
- [31] 朱志玲, 李德志. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应. *西北植物学报*, 2006, 26(12): 2602~2614.
- [40] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. *植物生态学报*, 1996, 20(6): 543~548.
- [41] 王长爱, 李德志. 克隆植物生理整合作用的研究方法及其应用. *应用与环境生物学报*, 2005, 12(4): 581~588.