

异质水分环境下野牛草相连分株间光合同化物的生理整合及其调控

钱永强, 孙振元*, 韩 蕾, 巨关升

(中国林业科学研究院林业研究所 / 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要: 异质环境下, 克隆植物通过生理整合机制使资源在分株间实现共享, 提高了其对异质性环境的适应能力, 具有重要的生态进化意义, 研究生理整合机制及其调控机理可为进一步发掘克隆植物应用潜力提供理论依据。以野牛草 3 个相连分株为材料, 对其中一个分株用 30% 聚乙二醇 6000 (PEG-6000) 模拟水分胁迫, 通过 Hoagland 营养液培养试验, 研究了异质水分环境下光合同化物在野牛草相连分株间的生理整合及分株叶片与根系内源激素 ABA 与 IAA 含量的变化规律。结果表明, ^{14}C -光合同化物在克隆片断内存在双向运输, 但以向顶运输为主, 异质水分环境下, 受胁迫分株光合同化物的输出率明显降低, 而与其相邻分株合成的光合同化物向受胁迫分株方向运输率明显增加; 异质水分环境下, 各分株 ABA 含量均明显增加, 但以受胁迫的分株叶片及根系 ABA 的含量增加幅度最大, 各分株 IAA 含量较对照均显著下降 ($P < 0.05$), 且以受胁迫分株 IAA 含量下降幅度最大; 各分株叶片与根系 ABA/IAA 均显著提高 ($P < 0.05$), 相邻分株 ABA/IAA 增加幅度低于受胁迫分株。异质水分环境影响野牛草克隆分株间光合同化物的生理整合, 且 ABA 与 IAA 在分株间光合同化物运输与分配过程中具有重要的调节作用。

关键词: 野牛草; 克隆植物; ^{14}C -光合同化物; 生理整合; 内源激素

Photosynthate integration and regulation within clones of buffalograss under heterogeneous water supply

QIAN Yongqiang, SUN Zhenyuan*, HAN Lei, JU Guansheng

Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China

Abstract: Physiological integration (translocation of resources) in clonal plants can improve their ability to cope with heterogeneous environments. Photosynthate integration may increase when one part of a clonal fragment (clone) is subjected to environmental stress such as drought and shading. However, few studies have examined mechanisms underlying physiological integration in clonal plants. The objective of this study was to examine the effects of water stress on the allocation patterns of endogenous hormones (ABA and IAA) and photosynthates within clones of the stoloniferous grass *Buchloe dactyloides* (buffalograss).

We measured abundance of ^{14}C -labeled photosynthates and concentrations of ABA and IAA in clonal fragments of buffalograss under homogeneous and heterogeneous water supply. Each clonal fragment consisted of three ramets, i. e. a relatively old, young and intermediate aged ramet. In the homogeneous treatments all three ramets of the fragments were grown without water stress and one ramet was labeled with ^{14}C . In the heterogeneous treatments one ramet of the clonal fragments was subjected to water stress by 30% PEG-6000 and the other two were not, and one ramet was also labeled with ^{14}C .

^{14}C -photosynthate translocations were predominantly acropetal, i. e. from the older to the younger ramets. Import of

基金项目: 国家高技术研究发展(863)资助项目(2007AA100105, 2009AA10Z109); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RIF2010-11)

收稿日期: 2010-02-02; 修订日期: 2010-05-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunzy@caf.ac.cn

^{14}C -photosynthates to the neighbor ramet was larger when the neighbor ramet was suffering from water stress (heterogeneous treatments) than when it was not (homogeneous treatments). On the other hand, export of ^{14}C -photosynthates from the ramet subjected to water stress (heterogeneous treatments) decreased significantly as compared with the ramet not subjected to water stress (homogeneous treatments). As compared with the homogeneous treatments, IAA contents in all the three ramets of the clonal fragments decreased under heterogeneous water treatments, whereas ABA contents and ABA/IAA increased.

The results suggest that heterogeneous water supply can affect the carbohydrate integration among connected ramets of buffalograss, and that the stressed ramet can benefit greatly from its connected unstressed ramet. Because plant hormones play important roles in regulating developmental processes, signaling networks involved in plant responses to a wide range of biotic and abiotic stresses and balance of sink-source relationship, the changes in ABA and IAA in response to heterogeneous water supply suggest that endogenous hormones such as ABA and IAA may play an important role in controlling physiological integration of carbohydrates within connected ramets.

Key Words: *Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.; clonal plant; ^{14}C -photosynthates; physiological integration; endogenous hormone

作为克隆植物的重要特性,生理整合是指资源(如光合同化物、矿质养分和水分等)和信息在相互连接的分株间实现转移与共享^[1-2],这不仅可有效缓解因资源的异质性所致的克隆分株在资源获得上的差异性^[3-8],同时可使克隆植物通过克隆生长实现空间的移动与拓展,是克隆植物有效利用异质分布的资源,提高其存活率与生长的一种重要的适应对策^[1-2,9-12]。因此,与非克隆植物相比,克隆植物在生存、生长及繁殖等方面更具优势,在更新、恢复生态系统过程中扮演着重要的角色^[13]。

迄今,关于克隆植物相连分株间的生理整合研究已有大量报道,主要运用 ^{13}C ^[14]、 ^{14}C ^[15-18]、 ^{15}N ^[19-20] 和 ^{32}P ^[21] 等同位素标记技术和克隆分株断裂和保持连接处理^[22-23],研究了分株之间光合产物的分配,测定了无机养料以及水分在分株间的运输与共享格局^[2,22,24-26]等,绝大多数研究均围绕整合作用的发生、格局、程度以及整合作用对克隆植物适应生境的贡献展开^[27-34],很少涉及生理整合发生及调控机制的研究^[15,35]。生理整合作用的发生是以感知异质性环境信号为前提,而资源的运输则是以源-库强度为基础的^[36],因此,在探索异质环境下分株间资源运输格局的基础上,研究信号转导或信息传递相关物质的动态变化对于揭示克隆植物生理整合发生及调控机理,进而深入理解克隆植物生长特性,挖掘其应用价值具有重要的理论与实践意义。

对于非克隆植物,大量研究已证明,内源激素如 ABA、IAA 等可通过逆境信号的转导,启动植物体内的应激代谢反应,从而提高植物对逆境胁迫的适应能力^[36-37],被认为是感知外界胁迫的重要信号物质,在调控植物生理代谢等方面起了非常重要的作用^[36,38]。而内源激素在克隆植物感知异质环境并进行适应性克隆生长过程中是否也发挥关键的调节作用? 相关研究未见报道。

野牛草(*Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.) 为禾本科野牛草属植物,原产于北美大平原的半干旱地区,具有极强的抗逆性和再生能力,是一种典型的匍匐茎克隆植物,广泛用于水土保持及园林绿化,在资源显著异质性分布条件下通过其克隆生长形成大量的匍匐茎和相对独立的同基因型克隆分株,实现地面均匀覆盖,是研究克隆植物响应异质环境的生理整合机制的理想材料。因此,本研究拟以克隆植物野牛草为材料,通过分析异质水分环境下克隆分株间光合同化物的分配格局和内源激素含量变化的相关性,以期证明内源激素在克隆植物感知异质性环境并启动生理整合过程中的作用,为进一步揭示克隆分株间生理整合发生机制及其调控机理奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

从野牛草(*Buchloe dactyloides* (Nutt.) Engelm.) ‘Texoka’ 实生幼苗中选取 1 棵健壮植株,通过克隆分株

繁殖,获得了大量基因型相同的无性系群体,从中选取生长状态一致的含 3 个克隆分株和匍匐茎顶端的克隆片断。根据各分株距离基株的远近,记为近(基)株(记为 R1)、中(距)株(记为 R2)和远(距)株(记为 R3),如图 1 示意。

洗净根系后,各分株保持连接分别水培于容积为 200mL 的三角瓶中,培养液为全量 Hoagland 营养液($\psi_w \approx -0.05$ MPa)或含 30% PEG-6000 的 Hoagland 营养液($\psi_w \approx -1.2$ MPa),pH = 5.8—6.0,培养期间每天更换培养液并利用增氧气泵为根系持续供氧。

1.2 方法

1.2.1 ^{14}C -光合同化物在克隆分株间的生理整合

选择分株叶片数为 4—6 个,根系中至少有 3 个 3cm 以上长根的克隆片断作为实验材料。分别给近株、中株、远株的叶片 $^{14}\text{CO}_2$ 标记,测定 3 个相连分株在同质环境(对照组)及其中 1 个分株根系受 30% PEG-6000 模拟水分胁迫条件下(处理组)分株间光合同化物运输分配格局。实验设 9 组处理及一组对照,(1)处理 1—3:对近株根系水分胁迫,分别对近株、中株、远株 $^{14}\text{CO}_2$ 标记;(2)处理 4—6:对中株根系水分胁迫,分别对近株、中株、远株进行 $^{14}\text{CO}_2$ 标记;(3)处理 7—9:对远株根系水分胁迫,然后分别对近株、中株、远株进行 $^{14}\text{CO}_2$ 标记;(4)对照组:同质条件下分别对近株、中株、远株进行 $^{14}\text{CO}_2$ 标记。处理及对照均重复 3 次。

$^{14}\text{CO}_2$ 标记参照张称意的方法^[17],略有改动。根据试验设计,将需要标记的分株全部功能叶(叶片面积 $(3.34 \pm 0.25) \text{ cm}^2$)装入饲喂叶室内,密闭后通入 $^{14}\text{CO}_2$,光合固定 30 min 后,将剩余的 $^{14}\text{CO}_2$ 用钠石灰吸收,移去叶室。继续培养 4 h 后收获,并将各处理的每个克隆片断分解成近株(R1)、近株节间(N1)、中株(R2)、中株节间(N2)、远株(R3)及生长端等 6 部分,迅速放入烘箱内 105℃ 恒温 15 min 杀青,然后 80℃ 烘干至恒重。分别称重、剪碎磨成粉状后,在实验室常温常湿条件下进行闪烁计数测定(cpm)(采用 BH1216 低本底 α 、 β 测量装置,北京核工业厂生产)。每个样品重复测定 3 次,数据经本底校正后以 3 个重复的平均值进行数据分析。闪烁计数时间以分钟计。

克隆分株各部位 ^{14}C 活度及传输率的计算公式为:

$$\text{某部位活度} = \frac{\text{某部位闪烁计数/时间}(\text{min}) - \text{CK}}{k \times 50} \times \text{某部位干重}(\text{mg}) \times 100\%$$

$$\text{总活度} = \text{各部位活度之和}$$

$$\text{传输率}(\%) = \frac{\text{某部位活度}}{\text{总活度}} \times 100\%$$

$^{14}\text{CO}_2$ 标记及活度测定在中国农业科学院原子能研究所完成。

1.2.2 水分胁迫下不同分株间内源激素含量变化

设 3 个处理,即分别将近株(R1)、中株(R2)及远株(R3)培养在含 30% PEG-6000 的 Hoagland 营养液中模拟水分胁迫(分别记为 POO、OPO 及 OOP),其它分株培养在 Hoagland 营养液中;对照为 3 个分株均培养在 Hoagland 营养液中(记为 OOO)。

将各分株分别分解成叶片及根系两部分,采用酶联免疫吸附法(ELISA)^[39],分别测定各部分脱落酸(ABA)及吲哚乙酸(IAA)含量。

1.2.3 统计分析方法

采用 SPSS15.0 进行方差分析及最小差异显著性检验(LSD, $P < 0.05$),所有测定值均表示为均值 $\pm$ 标准误(S. E.)。

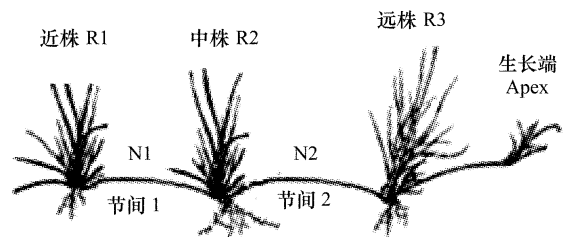


图 1 野牛草植株克隆片断

Fig. 1 Clonal fragment of buffalograss

2 结果与分析

2.1 ¹⁴C-光合同化物在克隆分株间的生理整合

同质水分环境下,¹⁴C-光合同化物以向顶运输为主,伴有少量的向基性运输(表1)。当近株的叶片¹⁴CO₂标记后,有8.72%的¹⁴C-光合同化物向其它分株及节间运输,且随着离标记分株距离的增加,各部位获得的¹⁴C-光合同化物比率依次降低,其中分配给相邻的节间N1的光合同化物为(5.52±1.67)%,占总输出率的63.30%。当中株的叶片¹⁴CO₂标记后,有8.12%的光合同化物从标记分株向其它分株运输,其中向顶运输到节间、远株及生长端的光合同化物的比率占总输出率的93.84%。

异质水分环境下,受水分胁迫的分株光合同化物输出率明显降低,而净输入率明显增加。表1结果可看出,近株受到水分胁迫时,该株¹⁴C-光合同化物输出率为7.06%,较同质环境降低了21.50%,而相邻中株向近株方向的输出量由同质环境下的0.50%增加至7.47%,向基运输量显著增加。中株受到水分胁迫时,仅有1.11%的¹⁴C—光合同化物输出到其它分株,为同质环境下该分株光合同化物总输出率的13.67%,但其相邻的近株及远株¹⁴C-光合同化物向中株方向的输出率均明显增加($P>0.05$)。远株受水分胁迫时,其¹⁴C-光合同化物总输出率为4.47%,其相邻中株的光合同化物向顶输出率显著增加($P<0.05$),为同质环境下向顶输出率的1.48倍。由表1结果还可看出,无论是同质水分环境还是异质性水分环境,各分株合成的光合同化物的绝大部分保留在¹⁴CO₂喂饲分株。推断,光合同化物在分株间的运输与分配首先满足分株本身生长代谢需要。

表1 同质和异质水分处理下野牛草克隆分株间¹⁴C-光合同化物的生理整合

Table 1 Physiological integration of ¹⁴C-photosynthate within three-ramet clonal fragments of buffalograss under the homogeneous and the three heterogeneous water treatments

	¹⁴ C-光合同化物传输率/% Percentage of ¹⁴ C-photosynthate translocation /%					
	近株/R1 Old ramet/R1	节间1 /N1 Old internode/N1	中株/R2 Intermediate aged ramet /R2	节间2 /N2 Young internode/N2	远株/R3 Young ramet/R3	生长端/A Apex of stolon /A
¹⁴ CO ₂ 标记近株叶片 ¹⁴ CO ₂ fed to leaves of R1						
OOO *	91.28 ± 2.31a	5.52 ± 1.67a	2.91 ± 0.57 aA	0.14 ± 0.06aA	0.10 ± 0.05aA	0.04 ± 0.03a
POO	92.94 ± 2.42a	5.48 ± 1.95a	1.52 ± 0.55 bAB	0.03 ± 0.02bB	0.02 ± 0.01bB	0.01 ± 0.01a
OPO	90.23 ± 2.91a	6.19 ± 2.28a	3.06 ± 0.40 bA	0.50 ± 0.40aA	0.02 ± 0.02bB	0.01 ± 0.01a
OOP	96.14 ± 2.42a	2.52 ± 1.52b	0.80 ± 0.51 bB	0.50 ± 0.42aA	0.01 ± 0.00bB	0.03 ± 0.03a
¹⁴ CO ₂ 标记中株叶片 ¹⁴ CO ₂ fed to leaves of R2						
OOO	0.04 ± 0.04bB	0.46 ± 0.26bB	91.88 ± 2.56bAB	6.70 ± 2.01aA	0.83 ± 0.29abA	0.10 ± 0.07bB
POO	0.01 ± 0.01bB	7.46 ± 1.17aA	89.86 ± 2.53bBC	1.77 ± 1.01bB	0.20 ± 0.17bcA	0.07 ± 0.06bB
OPO	0.05 ± 0.02bB	0.28 ± 0.04bB	98.89 ± 0.22aA	0.72 ± 0.17bB	0.03 ± 0.02cA	0.01 ± 0.01bB
OOP	0.52 ± 0.02aA	5.80 ± 1.69aA	82.43 ± 5.06cC	9.11 ± 2.70 aA	1.23 ± 0.73aA	0.92 ± 0.18aA
¹⁴ CO ₂ 标记远株叶片 ¹⁴ CO ₂ fed to leaves of R3						
OOO	0.03 ± 0.03cC	0.04 ± 0.02cB	0.37 ± 0.15aA	1.08 ± 0.23a	87.48 ± 3.08bB	11.01 ± 2.90aA
POO	0.06 ± 0.01cC	0.14 ± 0.04bB	0.15 ± 0.05bAB	1.02 ± 0.19a	94.04 ± 2.03aA	4.59 ± 1.92bB
OPO	0.25 ± 0.03bB	0.19 ± 0.01bB	0.03 ± 0.02bB	1.76 ± 0.84a	94.50 ± 2.26aA	3.28 ± 1.52bB
OOP	0.74 ± 0.12aA	0.49 ± 0.10aA	0.15 ± 0.04bAB	1.38 ± 0.65a	95.53 ± 1.33aA	1.72 ± 0.54bB

注:小写字母不同表示在0.05水平上差异达到统计显著性;大写字母不同代表在0.01水平上差异达到统计显著性;

* OOO:表示各分株根系均培养在不含30%PEG-6000的Hoagland营养液中;POO、OPO和OOP:分别表示近株、中株和远株根系培养在含30%PEG-6000的Hoagland营养液中而其它分株培养在Hoagland营养液中

综上可知,野牛草克隆片断分株间存在光合同化物的生理整合。同质环境下,光合同化物表现出明显的向顶性运输;异质环境胁迫下,受胁迫分株的相邻分株合成的同化物在满足自身生长需要的前提下,可以向基或向顶性为受胁迫分株提供一定的物质和能量供给。

2.2 水分胁迫下克隆分株不同部位内源激素含量变化

2.2.1 水分胁迫对克隆分株 ABA 含量影响

同质水分环境下,各分株叶片ABA含量无明显差异,而异质水分环境下,受胁迫的分株叶片ABA含量明

显增加(图 2A)。近株及中株分别受到水分胁迫(POO 及 OPO 处理)时,两处理的各分株 ABA 含量变化表现出相同的趋势,即受胁迫的分株叶片 ABA 含量均显著增加,分别为对照含量的 1.54 倍和 1.50 倍,也显著高于其它相连分株叶片 ABA 含量。当远株受水分胁迫时,3 分株叶片内 ABA 含量也明显增加,但各分株间 ABA 含量无明显差异。

各分株根系内 ABA 含量也表现出与叶片相似的变化规律(图 2B)。当近株受到水分胁迫(POO 处理)时,各分株根系 ABA 含量均不同程度地增加,其中,受胁迫的近株根系 ABA 积累量最大,达到 $88.43 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ 鲜重,但相邻中株根系内 ABA 含量增幅最大,为对照含量的 2.00 倍($P < 0.05$)。当中株受到水分胁迫(OPO 处理)时,中株根系含量增至 $84.51 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$,为对照含量的 1.86 倍($P < 0.05$),但相邻远株叶片 ABA 含量增加幅度最大,为对照含量的 1.90 倍($P < 0.05$)。当远株受到水分胁迫(OOP 处理)时,远株根系内 ABA 含量无明显变化,近株和中株根系内 ABA 含量显著增加,为对照的 1.71 倍和 1.90 倍。

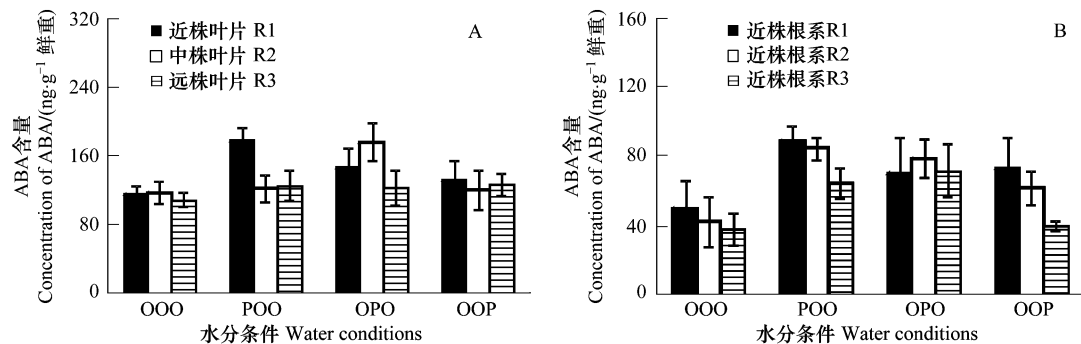


图2 同质和异质水分处理下野牛草克隆分株叶片(A)与根系(B)ABA含量

Fig. 2 Concentrations of ABA in leaf (A) and root (B) of connected ramets of buffalograss under the homogeneous (OOO) and the heterogeneous water treatments (POO, OPO and OOP)

2.2.2 水分胁迫对克隆分株 IAA 含量影响

同质水分环境下,克隆片断的3个分株 IAA 含量均保持较高水平,异质水分环境下,IAA 含量呈显著降低趋势(图 3)。当近株受到水分胁迫时,近株叶片和根系 IAA 含量分别降至对照的 59.38% 和 47.05% ($P < 0.05$),相邻中株及远株 IAA 含量也显著下降,但中株下降幅度最小,叶片与根系 IAA 含量分别降至对照的 67.98% (图 3A) 与 51.38% (图 3B) ($P < 0.05$)。当中株受到水分胁迫时,近株、中株及远株叶片 IAA 含量分别降至对照 IAA 含量的 40.32%、19.72% 和 36.66%,而近株根系 IAA 含量下降幅度最大,降至 $16.83 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$,为对照 IAA 含量的 20.37%。当远株受到水分胁迫时,各分株叶片及根系内 IAA 含量均降至较低水平,但以受胁迫的远株叶片 IAA 含量降幅最小,其含量也高于其它两分株,近株叶片 IAA 含量降低幅度最

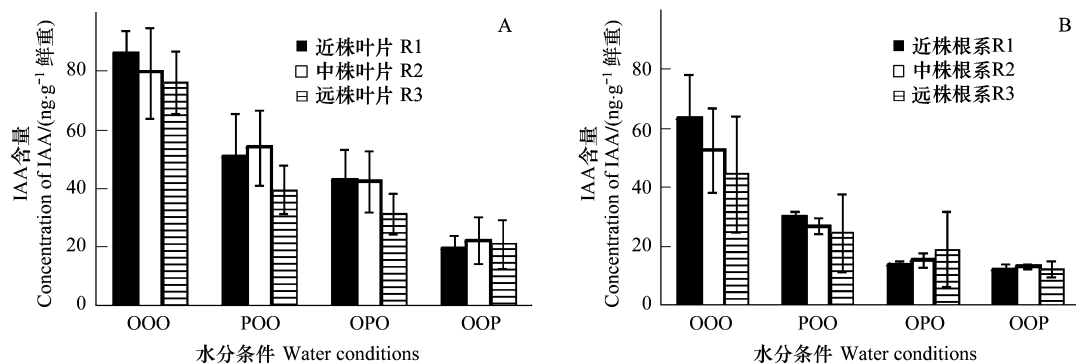


图3 同质和异质水分处理下野牛草克隆分株叶片(A)与根系(B)IAA含量

Fig. 3 Concentrations of IAA in leaf (A) and root (B) of connected ramets of buffalograss under the homogeneous (OOO) and the heterogeneous water treatments (POO, OPO and OOP)

大,为对照 IAA 含量的 26.92%,而各分株根系内 IAA 含量也呈现相同的变化规律,远株、中株及近株根系 IAA 含量分别降至对照 IAA 含量的 19.15%、20.55% 和 42.44%。

2.2.3 水分胁迫对克隆分株 ABA/IAA 影响

在同质水分环境下(OOO,对照),叶片 ABA/IAA 均处于较低值,而在异质水分环境下,ABA/IAA 显著增加($P < 0.05$)(图 4)。当近株受水分胁迫时,近株叶片 ABA/IAA 增加幅度最大,为对照的 2.59 倍,而相邻中株叶片 ABA/IAA 增幅最小,为对照的 1.54 倍(图 4A);当中株受到水分胁迫时,相邻的近株及远株叶片 ABA/IAA 增加幅度均明显低于中株;而当远株受到水分胁迫时,3 个分株叶片 ABA/IAA 均进一步升高,其中,与远株相邻的中株叶片 ABA/IAA 增加幅度最小。

各分株根系 ABA/IAA 在异质水分环境中均显著提高($P < 0.05$)(图 4B)。当近株受水分胁迫时,近株根系 ABA/IAA 迅速增加,为同质水分环境的 3.79 倍,低于相邻的中株根系 ABA/IAA;当中株受水分胁迫时,中株与近株根系 ABA/IAA 在同一水平,均大于远株 ABA/IAA,以近株根系 ABA/IAA 增幅最大,为对照的 6.42 倍;当远株受到水分胁迫时,近株根系 ABA/IAA 达到最高值,为 5.74,而远株根系 ABA/IAA 增幅最小,显著低于中株及近株根系的 ABA/IAA($P < 0.05$)。

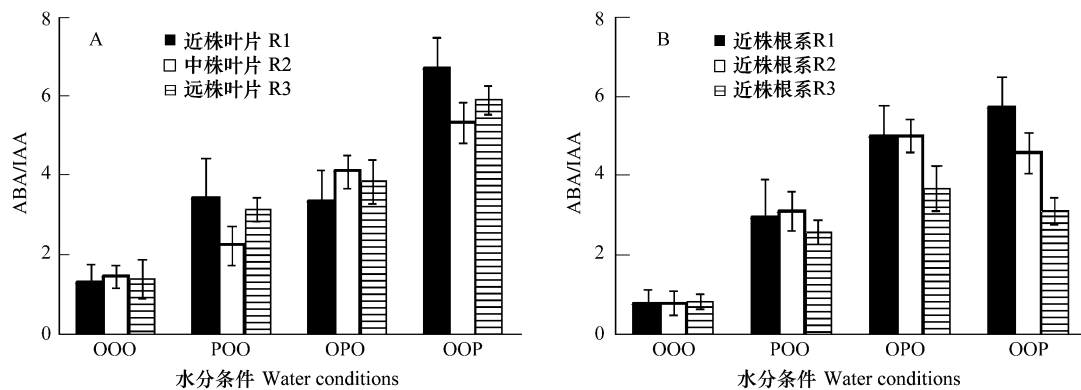


图 4 同质和异质水分环境下野牛草克隆分株叶片 (A) 与根系 (B) ABA/ IAA 变化

Fig. 4 Value of ABA/IAA in leaf (A) and root (B) of connected ramets of buffalograss under the homogeneous (OOO) and the heterogeneous water treatments (POO, OPO and OOP)

3 讨论

采用 ^{14}C 同位素示踪方法可以直接确定出光合同化物在一定时段内的转移量^[15,28]。这对揭示光合同化物的生理整合性及进一步探索克隆植株对异质性环境的感知及其生长行为调控机制具有重要作用。大量的研究表明,相连分株的生理整合在不同种之间有着很大差异^[3-7]。特别对光合同化物,有些种相连分株间只发生相对程度很低的生理整合,如多年生黑麦草(*Lolium perenne*)^[11]。而有些种的分株间则发生着广泛而高度的生理整合^[24-27,42]。本研究结果表明,光合同化物在野牛草分株间也存在较为广泛的生理整合,并且以向顶性运输为主。异质水分环境,相连分株会增加对受胁迫分株的光合同化物供给,这与其它克隆植物相关研究结果一致^[19-25]。但本研究中,仍有 82% 以上保留在光合同化物输出分株,这说明分株间同化物生理整合是建立于满足分株自身生长代谢需要的基础上而进行的。

植物内源激素,如 ABA、IAA 等是植物响应逆境,特别是水分胁迫逆境的重要化学信号物质,在调控植物生长代谢等方面具有非常重要的作用^[40]。本研究结果表明,水分异质环境下,受胁迫分株及相邻分株内源生长素 IAA 含量迅速下降,而脱落酸 ABA 含量则明显增加。这说明,克隆分株能迅速感知水分胁迫,并做出相应生理代谢响应以适应胁迫环境,具备信号分子的特点。有研究显示,IAA 和 BA 对异质营养供给条件下草莓相连分株间 C 和 N 的运输格局具有一定的调控潜力^[15,22],异质水分环境下分株叶片 ABA 含量的变化与分株间营养与水分运输格局存在相关性^[41];另外,也有研究已证明,动物体内一些激素在感知外界刺激及调控自身生理代谢方面具有至关重要的作用,成为调控动物行为的重要化学信号物质^[40]。由此可认为,植物内源

激素 IAA 和 ABA 参与了异质环境下分株间光合同化物生理整合启动、发生等过程,起到信号感知与代谢调控作用。

植物激素能提高组织细胞呼吸强度,可“吸引”更多同化物运向库器官或组织,在调节植物源—库关系方面具有重要作用。近年来研究发现,低浓度 ABA 也可影响同化物向在组织器官中的运输强度^[40]。本研究发现,较同质环境下,受水分胁迫分株获得相邻分株¹⁴C-光合同化物供给明显增加,与此同时,该分株内源 ABA 含量明显增加,IAA 含量则显著降低。说明,克隆分株可以感知异质性环境胁迫,并通过 ABA 与 IAA 含量变化调节受胁迫分株库强,调控未受胁迫的相邻分株作为克隆片断的代谢源向受胁迫分株运输¹⁴C-光合同化物,这与非克隆植物有机物运输调控机理相一致。已有研究证明,干旱胁迫时,植物根中合成的 ABA 以及 ABA/IAA 的比率将影响植物的光合作用、叶片生长、器官衰老和脱落、气孔运动^[41-42]等方面,影响同化产物和水分利用效率^[42],本研究中,异质水分环境下,相连 3 分株的叶片及根系 ABA/IAA 较对照(000)均显著提高(图 4),说明,激素之间的平衡在克隆植物感知与适应异质胁迫过程中也起重要作用。

克隆分株的生理整合是一个复杂的生理过程,受多种信号调控。因此,有必要进一步研究克隆分株间不同胁迫条件下生理整合模式及相应信号物质的动态变化,以揭示克隆分株间生理整合机理,从而为深入探索克隆植物感知、应答异质性环境并进行适应性生长调节的信号转导机制奠定基础。

References:

- [1] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(6): 543-548.
- [2] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 828-835.
- [3] Liu F H, Liu J, Yu F H, Dong M. Water integration patterns in two rhizomatous dune perennials of different clonal fragment size. *Flora*, 2007, 202: 106-110.
- [4] Cook R E. Growth and development in clonal population//Jackson J B C, Buss L W, Cook R E, eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985:259-296.
- [5] de Kroon H, van Groenendael J. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.
- [6] Li D, Takahashi S. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration. *Grassland Science*, 2003, 49(4): 395-402.
- [7] van Groenendael J, de Kroon H. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990.
- [8] Abrahamson W G, Anderson S S, McCrea K D. Clonal integration: nutrient sharing between sister ramets of *Solidago altissima*. *American Journal of Botany*, 1991, 78: 1508-1514.
- [9] Friedman D, Alpert P. Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia*, 1991, 86: 76-80.
- [10] Hartnett D C, Bazzaz F A. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis* L. *Ecology*, 1983, 64: 779-788.
- [11] Ong C K, Marshall C. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne* L. *Annals Botany*, 1979, 43: 147-155.
- [12] Salzman A G, Parker M A. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 1985, 65: 273-277.
- [13] Price E A C. *Investigations into the Ecology and Intracolonial Physiological of Glechoma hederacea*. UK: University of Sussex, 1991.
- [14] Hellström K, Kytöviita M, Tuomi J, Rautio P. Plasticity of clonal integration in the perennial herb *Linaria vulgaris* after damage. *Functional Ecology*, 2006, 20: 413-420.
- [15] Alpert P, Holzapfel C, Benson J M. Hormonal modification of resource sharing in the clonal plant *Fragaria chiloensis*. *Functional Ecology*, 2002, 16: 191-197.
- [16] Cullen B R, David F, Chapman D F, Quigley P E. Carbon resource sharing and rhizome expansion of *Phalaris aquatica* plants in grazed pastures. *Functional Plant Biology*, 2005, 32(1): 79-85.
- [17] Zhang C Y, Yang C, Dong M. The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half shrub *Hedysarum laeve*. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(12): 1986-1993.
- [18] Price E A C, Gamble R, Williams G G. Seasonal patterns of partitioning and remobilization of C-14 in the invasive rhizomatous perennial Japanese knotweed [*Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene]. *Evolutionary Ecology*, 2001, 15: 347-362.
- [19] Derner J D, Briske D D. An isotopic (¹⁵N) assessment of intracolonial regulation in C₄ perennial grasses ramet interdependence, independence or both. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 305-314.
- [20] Jnsd ttir I S, Callaghan T V. Intracolonial translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* using N-15 and *nitrate reductase* assays. *New Phytologist*, 1990, 114: 419-428.
- [21] Chapman D F, Hay M J M. Translocation of phosphorus from nodal roots in two constrasting genotypes of white clover (*Trifolium repens* L.).

- Physiologia Plantarum, 1993, 89: 323-330.
- [22] Mao S Y, Jiang C D, Zhang W H, Shi L, Zhang J Z, Chow W S, Yang J C. Water translocation between ramets of strawberry during soil drying and its effects on photosynthetic performance. Physiologia Plantarum, 2009, 137: 225-234.
- [23] Wang N, Yu F H, Li P X, He W M, Liu F H, Liu J M, Dong M. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive alternanthera philoxeroides under severe stress. Annals of Botany, 2008, 101(5): 671-678.
- [24] Zhang Y C, Zhang Q Y, Yirdaw E, Luo P, Wu N. Clonal integration of *Fragaria orientalis* driven by contrasting water availability between adjacent patches. Botanical Studies, 2008, 49: 373-383.
- [25] Price E A C, Hutchings M J. The causes and developmental effects of integration and independence between different parts of *Glechoma hederacea* clones. Oikos, 1992, 63: 376-386.
- [26] Evans J P. Nitrogen translocation in clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia, 1988, 77: 64-68.
- [27] Yu F H, Wang N, He W M, Dong M. Effects of inter-ramet connections on species composition and biomass of sand dune communities. Journal of Arid Environments, 2010, 74: 632-637.
- [28] Hayakawa T, Tomaru N, Yamamoto S. Stem distribution and clonal structure of *Chamaecyparis pisifera* growing in an old-growth beech-conifer forest. Ecological Research, 2004, 19: 411-420.
- [29] Esmaeili M M, Bonis A, Bouzillé J B, Mony C, Benot M L. Consequence of ramet defoliation on plant clonal propagation and biomass allocation: example of five rhizomatous grassland species. Flora, 2009, 204: 25-33.
- [30] Yu F H, Dong M, Krusi B. Clonal integration helps *Psammichloa villosa* survive sand burial in an inland dune. New Phytologist, 2004, 162: 697-704.
- [31] Janeček S, Kantorová J, Bartoš M, Klimešová J. Integration in the clonal plant *Eriophorum angustifolium*: an experiment with a three-member-clonal system in a patchy environment. Evolutionary Ecology, 2008, 22: 325-336.
- [32] Yu F H, Wang N, Alpert P, He W M, Dong M. Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. American Journal of Botany, 2009, 96: 1983-1989.
- [33] David H G, Michail S, Paul D M, Michael D V. Clonal variation in amino acid contents of roots, stems, and leaves of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) as influenced by diurnal drought stress. Tree Physiology, 1991, 8(4): 337-350.
- [34] Landa K, Benner B, Watson M A. Physiological integration for carbon in mayapple (*Podophyllum peltatum*), a clonal perennial herb. Oikos, 1992, 63: 348-356.
- [35] Du J, Yu F H, Alpert P, Dong M. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce effects of physiological integration in *Trifolium repens*. Annals of Botany, 2009, 104: 335-343.
- [36] Brenner E, Stahlberg R, Mancuso S, Vivanco J, Balu ka F, Van Volkenburgh E. Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. Trends in Plant Science, 2006, (11)8: 413-419.
- [37] Sun D Y, Guo Y L, Ma L G. Cell Signal Transduction. Beijing: Science Press, 2001.
- [38] Hu X, Jiang M, Zhang J. Calcium/calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize plants. New Phytologist, 2007, 173: 27-38.
- [39] Gao J F. Plant Physiology Experimental Guide. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [40] Hedden P, Thomas S. Plant Hormone Signaling. Oxford: Blackwell Publishing, 2006.
- [41] Mao S Y, Liu D H, Jiang C D, Shi L, Zhang J Z, Liu L A. The effects of water stress on water translocation and photosynthetic characteristics between clonal ramets in Strawberry. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6446-6457.
- [42] Fan X R, Shen Q R. Effects of ABA and IAA on the Behavior of Stomata of Rice Crop Cultivated in Aerobic Soil Condition. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(12): 1450-1455.

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 董鸣. 资源异质性环境的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 828-835.
- [17] 张称意, 杨持, 董鸣. 根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合. 生态学报, 2001, 21(12): 1986-1993.
- [37] 孙大业, 郭艳林, 马力耕. 细胞信号转导. 北京: 科学出版社, 2001.
- [39] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [41] 毛舒燕, 刘东焕, 姜闯道, 石雷, 张金政, 邢全, 刘立安. 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. 生态学报, 2009, 29(12): 6446-6457.
- [42] 范晓荣, 沈其荣. ABA/IAA 对旱作水稻叶片气孔的调节作用. 中国农业科学, 2003, 36(12): 1450-1455.