

DOI: 10.5846/stxb201710181873

聂恺宏, 邹旭, 吉生丽, 姜准, 刘春红, 高海银, 李根前. 中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应规律及其激素调控机制. 生态学报, 2018, 38(14):

Nie K H, Zou X, Ji S L, Jiang Z, Liu C H, Gao H Y, Li G Q. Clonal growth response of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* to irrigation intensity and its hormone regulation mechanism. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14):

中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应规律及其激素调控机制

聂恺宏¹, 邹旭¹, 吉生丽¹, 姜准¹, 刘春红², 高海银², 李根前^{1,*}

¹ 西南林业大学, 昆明 650224

² 定边县林业工作站, 榆林 718600

摘要:关于中国沙棘克隆生长调节研究目前局限于外在机制,旨在探讨其克隆生长对灌水强度的响应规律及其激素调控的内在机制。结果表明:随着灌水强度的增大,分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力先升后降,IAA(吲哚-3-乙酸)、ZR(玉米素核苷)、GA₃(赤霉素)含量及其与ABA(脱落酸)的比值先升后降而ABA含量先降后升。同时,分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力与IAA、ZR、GA₃含量以及IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA呈极显著或显著正相关,与ABA含量呈极显著负相关。灌水强度过小或过大,IAA、ZR、GA₃含量以及IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA低而ABA含量高,克隆生长潜力受到抑制,种群以分株小、数量少(分布稀疏)、扩散(水平根延伸和分枝)能力弱为特征,克隆生长格局倾向于“游击型”、种群早衰概率高;灌水强度适宜,IAA、ZR、GA₃含量以及IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA高而ABA含量低,克隆生长潜力得以充分发挥,种群以分株大、数量多(分布密集)、扩散能力强为特征,克隆生长格局倾向于“聚集型”、种群稳定性高。随着灌水强度过小-适宜-过大的连续变化,中国沙棘通过改变激素状况调控克隆生长,从而形成与灌水强度相适应的克隆生长格局连续体“游击型-聚集型-游击型”,种群稳定性呈“低-高-低”的连续变化过程。由此可见:灌水强度诱导内源激素发生改变,激素特征调控克隆生长格局,克隆生长格局决定种群稳定性。

关键词:克隆生长;内源激素;灌水强度;中国沙棘;毛乌素沙地

Clonal growth response of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* to irrigation intensity and its hormone regulation mechanism

NIE Kaihong¹, ZOU Xu¹, JI Shengli¹, JIANG Zhun¹, LIU Chunhong², GAO Haiyin², LI Genqian^{1,*}

¹ Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

² Dingbian Country Forestry, Yulin 718600, China

Abstract: Studies of the clonal growth regulation of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* have been confined to the external mechanisms. This aim of this study was to investigate the response of clonal growth to irrigation intensity and the relationship between the internal mechanism and hormone regulation. With increasing irrigation intensity, the growth capacity, clonal propagation, and clonal expansion of the ramets first increased but then decreased. This trend was also observed for IAA (Indole-3-acetic acid), ZR (Trans-zeatin-riboside), and GA₃ (Gibberellic acid), and their ratios to ABA (Abscisic acid), while ABA content showed the opposite trend. The growth capacity, clonal propagation, and clonal expansion were significantly positively correlated with the contents of IAA, ZR, and GA₃, and the ratios of IAA/ABA, ZR/ABA, and GA₃/ABA, while significantly negatively correlated with ABA content. Deficient or excessive irrigation lowered the contents

基金项目:国家自然科学基金(31570609,31070551,30371193);云南省林学一流学科建设(51600625)

收稿日期:2017-10-18; 修订日期:2018-04-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 15825290016@163.com

of IAA, ZR, and GA₃ and the ratios of IAA/ABA, ZR/ABA, and GA₃/ABA and increased ABA content. Clonal growth potential was inhibited and the populations were small ramets, showing a low quantity (sparse distribution) and weak expansion (horizontal root extension and branching). The clone growth was patterned as “guerrilla,” and the population was prone to presenility. Appropriate irrigation intensity increased the contents of IAA, ZR, and GA₃, and their ratios to ABA and decreased the ABA content, indicating the cloning growth potential. The populations were characterized as having large ramets, high quantity (density distribution), and strong expansion ability. The clone growth was patterned as “aggregation,” and populations were stable. With increased irrigation from deficiency to adequacy to excess, the clonal growth was patterned from guerrilla to aggregation to guerrilla in response to the irrigation intensity by regulation of hormone conditions, and the population stability changed from low to high to low. The change in endogenous hormones, which was induced by irrigation intensity, regulated the clonal growth pattern, which determined the population stability.

Key Words: clonal growth; endogenous hormones; irrigation intensity; *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis*; Mu Us Sandland

克隆生长 (clonal growth) 指自然状态下, 植物通过无性繁殖产生在遗传上一致、形态和生理上独立或潜在独立个体并进行空间拓展的过程^[1-3]。在不同环境资源有效性或异质性条件下, 该类植物可通过克隆生长调节形成与之相适应的克隆生长格局, 从而有效获取环境资源并以更高的概率维持克隆持久性^[3-6]。目前, 关于植物克隆生长调节的研究集中于外在机制, 如克隆生长对环境资源有效性或异质性的响应规律及其生态适应意义^[3-9]。但关于树木萌生人们曾提出激素调控假说, 认为萌生更新能力受体内激素状况调控, 生长素和细胞分裂素在萌芽中起着重要作用, 两者的比值调控器官再生^[10-13]。原因在于植物发育路径受激素调控, 且激素水平响应基因转录的变化而改变或者激素本身就是基因转录的调控因子^[14]。萌芽松 (*Pinus echinata*)、火炬松 (*Pinus taeda* L.) 去顶后, 植物激素、碳水化合物、信号转导等等之间的交互作用促进了芽的萌蘖^[15]。由此可见, 激素不仅具有调控作用, 更重要的是其纽带作用, 它将生态适应、生理 (生化) 响应、基因表达与萌蘖 (萌芽) 能力联系起来。因此, 探讨内源激素含量与比值对克隆生长的作用规律, 有利于了解植物克隆生长调节的内在机制。

中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*) 是我国北方干旱、半干旱地区的主要造林树种, 也是优良的多用途树种和典型的木本克隆植物, 其侧根 (也称水平根) 水平延伸能力和萌蘖能力极强, 具有“独木成林”的潜力, 能从沟谷扩散到沟坡、从丘间地扩散到沙丘顶部、从林内扩散到林外, 从而使造林困难地段得到植被覆盖, 并通过林缘扩散、林隙更新维持种群稳定性和克隆持久性^[16-21]。母株死亡之后, 子株还能继续进行根蘖繁殖的现象又赋予中国沙棘“永生”的潜力^[1-2, 20-21]。然而, 近年的连续干旱导致人工林出现了大面积早衰现象^[22-23]。究其原因, 克隆生长能力决定种群稳定性和克隆持久性, 早衰是因为干旱胁迫削弱了中国沙棘的克隆生长能力^[24-28]。因此, 本研究通过灌水强度调节模拟天然降水梯度, 分析克隆生长能力、内源激素含量与比值对灌水强度的响应规律, 并在此基础上探讨内源激素含量、比值与克隆生长能力的内在联系, 揭示中国沙棘克隆生长对灌水强度响应规律的激素调控机制。

1 研究区概况

研究区设在陕西省定边县, 位于毛乌素沙地南缘, 地处 107°15′—108°22′E、36°49′—37°53′N。该地区属中温带干旱、半干旱大陆性季风气候, 干旱缺水、光照充足、春秋季节风沙肆虐; 年均气温 7.9℃, 最高气温 37.7℃、最低气温 -29.4℃; 年均降水量 316mm, 年蒸发量 2490mm。区内沙丘起伏、沙带连绵, 海拔 1303—1418m。土壤以风沙土和盐碱土为主, 养分贫瘠、保水保肥能力差。地带性植被为半荒漠草原, 兼具沙生、旱生、盐碱植物以及中生草甸植物。试验布设在定边县林业工作站试验基地内, 属经过人为平整的风沙土。

2 研究方法

2.1 试验设计与布设

试验采用单因素回归设计, 在流量固定前提下通过调节灌水时间形成不同灌水强度来模拟天然降水梯

度。为包括水分过少、适宜、过多的整个变化过程,根据预备试验结果^[25, 28],本次试验设置 3 个灌水梯度,分别为试区年均降水量的 3、6、9 倍,每次灌水时间分别为 280、560、840s,以不灌水作为对照,灌水方式为全面灌溉,灌水月份为每年 5 月至 8 月,每间隔 5 天灌水一次(表 1)。田间布设采用随机排列法,小区面积为 3m×10m,重复 3 次共 12 个小区。其中,小区与小区之间垄宽 0.5m、高 0.3m,在垄中央用埋深 1m 的油毛毡和厚塑料膜隔离以防止渗水。每个小区栽植 1a 苗木 30 株,株行距为 1.0m×1.5m,并在每个重复的两侧设有保护行。

表 1 灌水强度设计

Table 1 The irrigation intensity of different treatments

处理号 No. of treatment	水分梯度/倍 Irrigation intensity	每小区年均 灌水量/(kg/a) Annual irrigation for eachplot	相当于降水量/mm Irrigation equivalent to local annual average precipitation	灌水日期 Irrigation date of each month
1	0	—	300	不灌水
2	3	40500	900	5、10、15、20、25、30
3	6	81000	1800	5、10、15、20、25、30
4	9	121500	2700	5、10、15、20、25、30

2.2 试验调查与测定

中国沙棘分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力决定种群稳定性和克隆持久性,因此对这些指标进行了逐一测定^[17-21, 25-28]。其中,分株生长能力采用个体大小(树高、地径、冠幅生长量)表示,克隆繁殖能力采用克隆(萌蘖)子株数量表示,克隆扩散能力采用水平根的粗度、长度和条数(分枝强度)表示。(1)分株(包括母株和子株)生长能力采用“每木检尺”法,即逐株测定树高、地径、冠幅生长量。(2)克隆繁殖能力采用“个体计数”法,即分别试验小区统计克隆(萌蘖)子株的个体数量。(3)克隆扩散能力采用“跟踪挖掘”法,即从某一个一级水平根(源自母株)开始,通过跟踪挖掘逐步将与之联结的二级水平根(源于一级水平根)、三级水平根(源于二级水平根)等等全部挖出,测定一级水平根粗度、长度以及各级水平根的条数和分枝级数,直到将小区平均标准木(母株)的地下联结构件全部挖出并完成相应的测定。(4)灌水 8 小时后,采集每个小区平均标准木东、南、西、北四个方向树冠中部的幼嫩叶片作为样品,用锡箔纸包装并做好标记。然后,将样品迅速放入液氮罐中带回实验室放入超低温冰箱保存、待用,样品经过前期处理采用酶联免疫法^[29]测定内源 IAA、ZR、GA₃、ABA 含量。

2.3 数据处理

应用 SPSS 17.0 统计软件,以分株生长能力(树高、地径、冠幅)、克隆繁殖能力(子株数量)、克隆扩散能力(一级水平根粗度、长度、条数、水平根总条数)、IAA、ZR、GA₃、ABA 含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA (Y)为因变量,以灌水强度(X)为自变量进行多种模型的回归、检验,根据显著水准和剩余标准差选择模型($Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2$)并寻求最佳值。令 $Y = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X^2$ 的一阶导数 $Y' = \beta_1 + 2\beta_2 X = 0$,可求出方程的拐点 $X = -\beta_1/2\beta_2$;方程拐点就是最优值,相应的灌水强度即为最佳灌水强度。采用 pearson 相关系数分析克隆生长与激素含量及比值之间的因果关系,图形采用 Excel 2010 软件绘制。

3 结果与分析

3.1 克隆生长对灌水强度的响应

3.1.1 分株大小对灌水强度的响应

由图 1 可见:随着灌水强度(X)的增大,分株树高、地径、冠幅生长量(Y)均呈下开口抛物线变化,方程拐点即为相应生长指标最大时的最佳灌水强度。小于最佳灌水强度,分株生长量随着灌水强度的增大而上升;等于最佳灌水强度,分株生长量达到最大值;大于最佳灌水强度,分株生长量随着灌水强度的增大而下降。由此表明:随灌水强度的增大,分株生长量先升后降,即分株呈现小-大-小的变化过程。

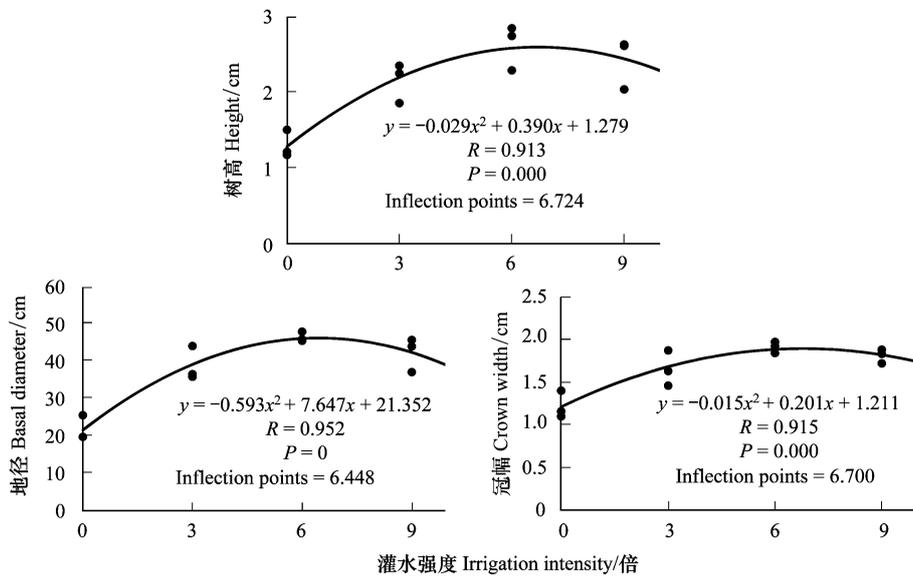


图1 分株生长量与灌水强度的回归关系

Fig.1 Regression relationships between ramets growth increment and irrigation intensity

3.1.2 克隆繁殖与克隆扩散对灌水强度的响应

由图2可见:随着灌水强度(X)的增大,子株数量以及一级水平根的粗度、长度、条数和水平根总条数(Y)

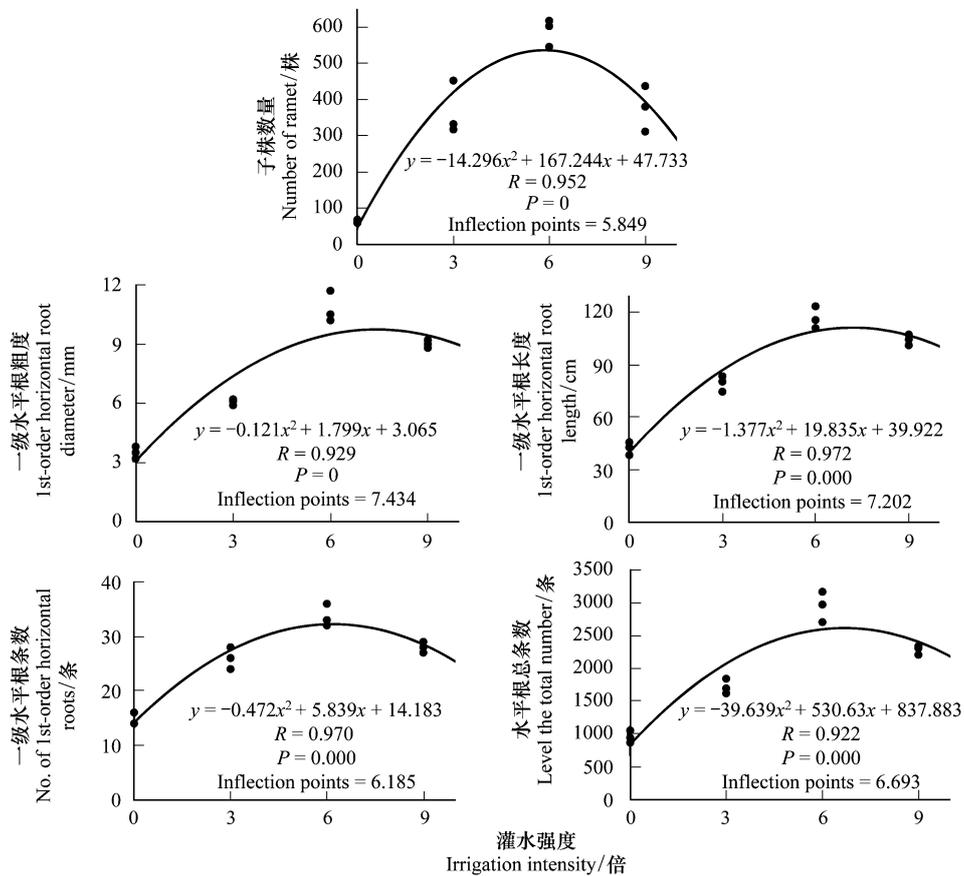


图2 克隆生长参数与灌水强度的回归关系

Fig.2 Regression relationships between clonal growth parameters and irrigation intensity

均呈下开口抛物线变化,方程拐点即为相应指标最大时的最佳灌水强度。小于最佳灌水强度,克隆繁殖与克隆扩散(延伸和分枝)能力随着灌水强度的增大而上升;等于最佳灌水强度,克隆繁殖与克隆扩散(延伸和分枝)能力达到最大值;大于最佳灌水强度,克隆繁殖与克隆扩散(延伸和分枝)能力随着灌水强度的增大而下降。由此表明:随灌水强度的增大,克隆繁殖、克隆扩散(延伸和分枝)能力先升后降,即克隆生长格局呈现“游击型-聚集型-游击型”的变化过程。

3.2 激素含量及比值对灌水强度的响应

3.2.1 激素含量对灌水强度的响应

由表 2 可见:3 倍和 9 倍灌水处理之间的激素含量差异不显著,其他灌水强度之间差异显著。其中,IAA、ZR、GA₃ 含量大小排序为 6 倍灌水>3 倍和 9 倍灌水>不灌水(对照),ABA 含量大小排序为不灌水(对照)>3 倍和 9 倍灌水>6 倍灌水。由图 3 可见:随着灌水强度(X)的增大,IAA、ZR、GA₃ 含量(Y)呈下开口抛物线变化,ABA 含量(Y)呈上开口抛物线变化,方程拐点即为相应激素含量最大(或最小时)的最佳灌水强度。小于最佳灌水强度,IAA、ZR、GA₃ 含量随着灌水强度的增大而上升,ABA 含量随着灌水强度的增大而下降;等于最佳灌水强度,IAA、ZR、GA₃ 含量达到最大值而 ABA 含量达到最小值;大于最佳灌水强度,IAA、ZR、GA₃ 含量随着灌水强度的增大而下降,ABA 含量随着灌水强度的增大而上升。由此表明:随灌水强度的增大,IAA、ZR、GA₃ 含量先升后降而 ABA 含量先降后升;在最佳灌水强度下,IAA、ZR、GA₃ 含量最大而 ABA 含量最小。

表 2 灌水强度对内源激素含量的影响

Table 2 The effect of irrigation intensity on the endogenous hormone content

处理号 No. of treatment	灌水强度/倍 Irrigation intensity	IAA 含量 IAA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ZR 含量 ZR content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	GA ₃ 含量 GA ₃ content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ABA 含量 ABA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)
1	0	1.22c	0.41c	0.05c	9.54a
2	3	4.62b	0.54b	0.07b	5.94b
3	6	9.26a	0.92a	0.15a	3.97c
4	9	4.64b	0.54b	0.07b	5.51b

字母不同表示差异在 $P<0.05$ 的水平显著,字母相同表示差异不显著; IAA: 吲哚-3-乙酸, Indole-3-acetic acid; ZR: 玉米素核苷, Trans-zeatin-riboside; GA₃: 赤霉素, Gibberellic acid; ABA: 脱落酸, Abscisic acid; FW: 鲜重, Fresh weight

3.2.2 激素比值对灌水强度的响应

由表 3 可见:IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值在 3 倍和 9 倍灌水处理之间差异不显著,其他灌水强度之间差异显著,大小排序为 6 倍灌水>3 倍和 9 倍灌水>不灌水(对照)。由图 4 可见:随着灌水强度(X)的增大,激素比值(Y)均呈下开口抛物线变化,方程拐点即为相应激素比值最大时的最佳灌水强度。小于最佳灌水强度,IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值随着灌水强度的增大而上升;等于最佳灌水强度,IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值达到最大值;大于最佳灌水强度 IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值随着灌水强度的增大而下降。由此表明:随灌水强度的增大,IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值先升后降;在最佳灌水强度下,IAA、ZR、GA₃ 与 ABA 的比值最大。

表 3 灌水强度对内源激素比值的影响

Table 3 The effect of irrigation intensity on endogenous hormone ratio

处理号 No. of treatment	灌水强度/倍 Irrigation intensity	IAA/ABA	ZR/ABA	GA ₃ /ABA
1	0	0.13c	0.04c	5.10×10^{-3} c
2	3	0.79b	0.09b	1.24×10^{-2} b
3	6	2.37a	0.23a	3.76×10^{-2} a
4	9	0.85b	0.09b	1.34×10^{-2} b

字母不同表示差异在 $P<0.05$ 的水平显著,字母相同表示差异不显著

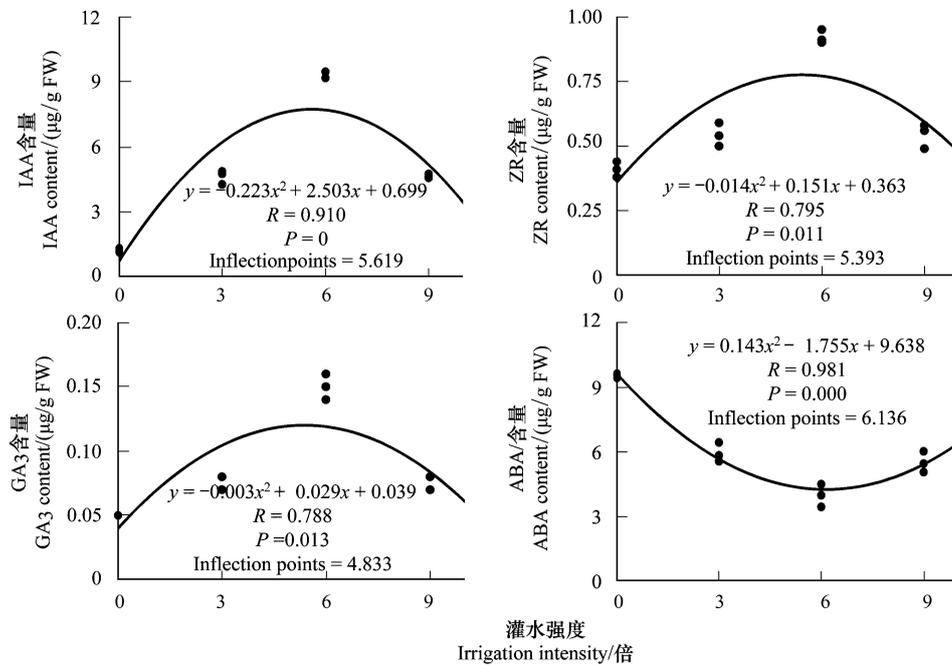


图3 内源激素含量与灌水强度的回归关系

Fig.3 Regression relationships between the endogenous hormone content and irrigation intensity

IAA: 吲哚-3-乙酸, Indole-3-acetic acid; ZR: 玉米素核苷, Trans-zeatin-riboside; GA₃: 赤霉素, Gibberellic acid; ABA: 脱落酸, Abscisic acid

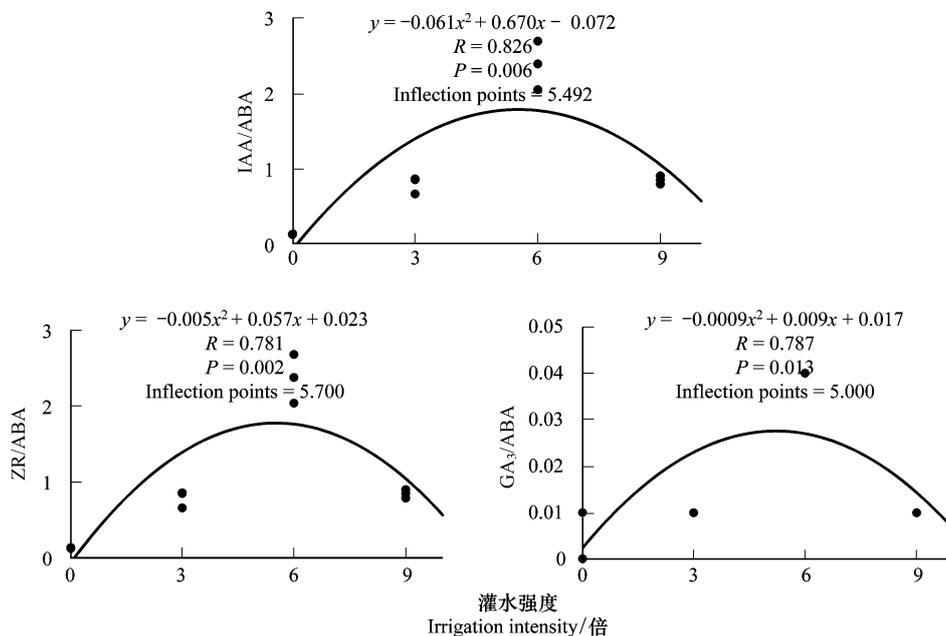


图4 内源激素比值与灌水强度的回归关系

Fig.4 Regression relationships between the endogenous hormone ratio and irrigation intensity

3.3 克隆生长对激素含量及比值的响应

3.3.1 克隆生长对激素含量的响应

(1) 分株大小对激素含量的响应

由表4可见:分株树高、地径、冠幅生长量与 IAA、ZR、GA₃ 含量呈极显著或显著正相关,与 ABA 含量呈极显著负相关。由此表明:分株树高、地径、冠幅生长量随 IAA、ZR、GA₃ 含量的增大而上升,随 ABA 含量的增大

而下降。

由表 4 还可看出:IAA、ZR、GA₃三者两两之间呈极显著正相关,说明 IAA、ZR、GA₃之间具有协同效应;IAA、ZR、GA₃与 ABA 之间呈极显著负相关,说明 IAA、ZR、GA₃与 ABA 之间存在拮抗作用。同理,树高、地径、冠幅生长量之间也具有协同效应。

表 4 生长量与内源激素含量的相关性分析

Table 4 Correlation analysis of growth and the endogenous hormones content

相关系数和显著性水平 Correlation coefficient and significant level	树高 Height/cm	地径 Basal diameter/mm	冠幅 Crown width/m	IAA 含量 IAA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ZR 含量 ZR content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	GA ₃ 含量 GA ₃ content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ABA 含量 ABA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)
树高 Height/cm	1.000						
地径 Basal diameter/mm	0.965 **	1.000					
冠幅 Crown width/m	0.967 **	0.975 **	1.000				
IAA 含量 IAA content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.808 **	0.848 **	0.815 **	1.000			
ZR 含量 ZR content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.695 *	0.728 **	0.726 **	0.964 **	1.000		
GA ₃ 含量 GA ₃ content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.671 *	0.725 **	0.705 *	0.965 **	0.980 **	1.000	
ABA 含量 ABA content/($\mu\text{g/g}$ FW)	-0.921 **	-0.948 **	-0.905 **	-0.919 **	-0.814 **	-0.792 **	1.000

* * . 表示在 0.01 水平上差异极显著相关, * . 表示在 0.05 水平上差异显著相关

(2) 克隆繁殖与克隆扩散对激素含量的响应

由表 5 可见:子株数量以及一级水平根粗度、长度、条数、水平根总条数与 IAA、ZR、GA₃含量呈极显著正相关,与 ABA 含量呈极显著负相关。由此表明:克隆繁殖和克隆扩散能力随 IAA、ZR、GA₃含量的增大而上升,随 ABA 含量的增大而下降。

由表 5 还可看出:子株数量与一级水平根粗度、长度、条数、水平根总条数呈极显著正相关,说明克隆繁殖和克隆扩散之间具有协同效应。

3.3.2 克隆生长对激素比值的响应

(1) 分株生长对激素比值的响应

由表 6 可见:分株树高、地径、冠幅生长量与 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 比值呈极显著正相关,说明分株树高、地径、冠幅生长量随 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 比值的增大而上升。

(2) 克隆繁殖与克隆扩散对激素比值的响应

由表 7 可见:子株数量以及一级水平根粗度、长度、条数、水平根总条数与激素 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 比值呈极显著正相关,说明克隆繁殖和克隆扩散能力随 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 比值的增大而上升。

4 结论与讨论

研究表明:随着灌水强度的增大,分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力先升后降,IAA、ZR、GA₃含量及其与 ABA 的比值先升后降而 ABA 含量先降后升;分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力与 IAA、ZR、GA₃含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 呈正相关,与 ABA 含量呈负相关。灌水强度过小,IAA、ZR、GA₃含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 低而 ABA 含量高,克隆生长潜力受到抑制,种群以分株小、数量少(分布稀疏)、扩散(水平根延伸和分枝)能力弱为特征,克隆生长格局倾向于“游击型”;灌水强度适宜,IAA、ZR、GA₃含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 高而 ABA 含量低,克隆生长潜力得以充分发挥,种群以分株大、数量多(分布

表 5 克隆繁殖扩散能力与内源激素含量的相关性分析

Table 5 Correlation analysis between the endogenous hormone content and clone breeding dispersal capacity									
相关系数和显著性水平 Correlation coefficient and significant level	子株数量 Number of ramet/株	一级水平 根粗度 1 st -order horizontal root diameter/mm	一级水平 根长度 1 st -order horizontal root length/cm	一级水平 根条数 No. of 1 st -order horizontal roots/条	水平根总数 Level the total number/条	IAA 含量 IAA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ZR 含量 ZR content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	GA ₃ 含量 GA ₃ content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)	ABA 含量 ABA content/ ($\mu\text{g/g}$ FW)
子株数量 Number of daughter ramet/株	1.000								
一级水平根粗度 1 st -order horizontal root diameter/mm	0.916 **	1.000							
一级水平根长度 1 st -order horizontal root length/cm	0.938 **	0.984 **	1.000						
一级水平根条数 No. of 1 st -order horizontal roots/条	0.960 **	0.942 **	0.954 **	1.000					
水平根总数 Level the total number/条	0.941 **	0.983 **	0.971 **	0.958 **	1.000				
IAA 含量 IAA content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.952 **	0.908 **	0.889 **	0.934 **	0.943 **	1.000			
ZR 含量 ZR content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.866 **	0.836 **	0.792 **	0.818 **	0.870 **	0.964 **	1.000		
GA ₃ 含量 GA ₃ content/($\mu\text{g/g}$ FW)	0.860 **	0.843 **	0.791 **	0.832 **	0.893 **	0.965 **	0.980 **	1.000	
ABA 含量 ABA content/($\mu\text{g/g}$ FW)	-0.967 **	-0.923 **	-0.955 **	-0.975 **	-0.926 **	-0.919 **	-0.814 **	-0.792 **	1.000

表 6 生长量与内源激素比值的相关性分析

Table 6 Correlation analysis of ramet growth and the endogenous hormone ratio

相关系数和显著性水平 Correlation coefficient and significant level	树高 Height/cm	地径 Basal diameter/mm	冠幅 Crown width/m	IAA/ABA	ZR/ABA	GA ₃ /ABA
树高 Height/cm	1.000					
地径 Basal diameter/mm	0.965 **	1.000				
冠幅 Crown width/m	0.967 **	0.975 **	1.000			
IAA/ABA	0.762 **	0.767 **	0.750 **	1.000		
ZR/ABA	0.616 **	0.724 **	0.719 **	0.993 **	1.000	
GA ₃ /ABA	0.712 **	0.729 **	0.715 **	0.993 **	0.998 **	1.000

表 7 克隆繁殖扩散能力与内源激素比值的相关性分析

Table 7 Correlation analysis between the endogenous hormone ratio and clone breeding dispersal capacity

相关系数和显著性水平 Correlation coefficient and significant level	子株数量 Number of ramet/株	一级水平 根粗度 1 st -order horizontal root diameter/mm	一级克水 平根长度 1 st -order horizontal root length/cm	一级水平 根条数 No. of 1 st - order horizontal roots/条	水平根总数 Level the total number/ 条	IAA/ABA	ZR/ABA	GA ₃ /ABA
子株数量 Number of daughter ramet/株	1.000							
一级水平根粗度 1 st -order horizontal root diameter/mm	0.916 **	1.000						
一级水平根长度 1 st -order horizontal root length/cm	0.938 **	0.984 **	1.000					
一级水平根条数 No. of 1 st -order horizontal roots/条	0.960 **	0.942 **	0.954 **	1.000				
水平根总数 Level the total number/条	0.941 **	0.983 **	0.971 **	0.985 **	1.000			
IAA/ABA	0.905 **	0.869 **	0.830 **	0.862 **	0.891 **	1.000		
ZR/ABA	0.871 **	0.845 **	0.796 **	0.818 **	0.874 **	0.993 **	1.000	
GA ₃ /ABA	0.876 **	0.852 **	0.800 **	0.831 **	0.882 **	0.993 **	0.998 **	1.000

密集)、扩散能力强为特征,克隆生长格局倾向于“聚集型”;灌水强度过大,IAA、ZR、GA₃含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 低而 ABA 含量高,克隆生长潜力受到抑制,种群以分株小、数量少(分布稀疏)、扩散能力弱为特征,克隆生长格局又倾向于“游击型”。因此,随着灌水强度的增大,中国沙棘通过激素调节改变克隆生长格局,从而形成与灌水强度相适应的克隆生长格局连续体“游击型-聚集型-游击型”。由此可见:灌水强度变化诱导内源激素 IAA、ZR、GA₃、ABA 含量以及 IAA/ABA、ZR/ABA、GA₃/ABA 发生改变,激素特征的改变决定分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力,分株生长、克隆繁殖和克隆扩散能力决定克隆生长格局。

究其原因:植物激素作为体内的痕量信号分子,调节着植物生长发育,并通过激素与环境的互相作用调节植物对环境的适应能力。其中,生长素通过刺激细胞核分裂促进顶端组织伸长,同时推迟叶片衰老脱落、促进根瘤形成;细胞分裂素通过刺激细胞质分裂促进侧生组织形成,具有促进地上部分化、侧芽生长、叶片扩大、气孔张开、根瘤形成等作用;赤霉素通过缩短细胞分裂周期的 G1 期和 S 期来进行茎的伸长,具有促进叶片扩大、侧枝生长、抑制衰老等作用;而脱落酸提高抗逆能力却抑制细胞 H⁺ 的分泌,阻止了细胞壁酸化和细胞伸长,进而抑制胚芽鞘、胚轴、嫩枝、根等器官的伸长生长过程^[10-14, 30-33]。所以,植物激素含量及比值直接影响分株生长、克隆繁殖和克隆扩散能力。根据本研究结果:随着灌水强度的增大,IAA、ZR、GA₃含量及其与 ABA 的

比值先升后降,而 ABA 含量先降后升。因此,灌水强度过小或过大均可造成 IAA、ZR、GA₃ 含量及其与 ABA 的比值降低而 ABA 含量升高,故分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力受到抑制;灌水强度适宜时,IAA、ZR、GA₃ 含量及其与 ABA 的比值升高而 ABA 含量降低,故分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力得到充分展示。因此,随着灌水强度“过小-适宜-过大”的连续变化,分株生长、克隆繁殖、克隆扩散能力呈“小-大-小”的连续变化,克隆生长格局随之呈“游击型-聚集型-游击型”的连续变化。

刘瑞香、李丽霞的研究也表明:干旱胁迫降低了中国沙棘的 IAA、ZR、GA₃ 含量而升高了 ABA 含量,但没有将其与克隆生长联系起来^[34-35]。陈尚曾提出的激素假说认为:生长素、细胞分裂素对植物顶端分生组织和侧生分生组织的活动强度具有调节作用,而且这两种激素比值调控植物克隆生长^[32]。李甜江等的田间试验进一步表明,外源生长素、细胞分裂素用量及比值对中国沙棘分株生长和子株数量具有明显的调控作用^[33]。另一方面,克隆生长格局的改变具有生态适应意义,同时决定克隆持久性和种群稳定性^[17-21]。水分适宜时,克隆生长格局倾向于“聚集型”,以分株大、数量多(分布密集)、扩散能力强为特征,有利于对环境资源的尽快占居和利用,并提高排斥其他植物入侵的能力;干旱胁迫下,克隆生长格局倾向于“游击型”,以分株小、数量少(分布稀疏)、扩散能力弱为特征,提高了克隆将子株放置在有利生境斑块和逃避不利生境斑块的概率,且有利于削弱克隆内分株之间的竞争。然而,分株变小使得寿命缩短、子株减少使得更新受阻,从而使种群的早衰概率升高^[25-28]。

上述分析表明:灌水强度诱导中国沙棘内源激素 (IAA、ZR、GA₃、ABA) 的含量及比值发生变化,激素含量和比值的变化调控克隆生长能力,克隆生长能力决定克隆生长格局,克隆生长格局决定种群稳定性和克隆持久性。干旱胁迫使 IAA、ZR、GA₃ 含量及其与 ABA 的比值降低而 ABA 含量升高,从而降低克隆生长能力,增加了种群早衰的概率。由此不难看出,生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸以及生长素、细胞分裂素、赤霉素与脱落酸的比值在中国沙棘克隆生长调节中均具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Takahashi M K, Horner L M, Kubota T, Keller N A, Abrahamson W G. Extensive clonal spread and extreme longevity in saw palmetto, a foundation clonal plant. *Molecular Ecology*, 2011, 20(18): 3730-3742.
- [2] Silvertown J W. *Introduction to Plant Population Ecology*. 2nd ed. Longman, London: John Wiley & Sons, Inc, 1987.
- [3] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, 38(10): 828-835.
- [4] Luo D, Qian Y Q, Han L, Liu J X, Sun Z Y. Phenotypic responses of a stoloniferous clonal plant *Buchloe dactyloides* to scale-dependent nutrient heterogeneity. *PLoS One*, 2013, 8(6): e67396.
- [5] Yan X, Wang H W, Wang Q F, Rudstam L G. Risk spreading, habitat selection and division of biomass in a submerged clonal plant: responses to heterogeneous copper pollution. *Environmental Pollution*, 2013, 174: 114-120.
- [6] 汤俊兵, 肖燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学进展. *生态学报*, 2010, 30(11): 3028-3036.
- [7] Wang J C, Shi X, Zhang D Y, Yin L K. Phenotypic plasticity in response to soil moisture availability in the clonal plant *Eremosparton songoricum* (Litv.) Vass. *Journal of Arid Land*, 2011, 3(1): 34-39.
- [8] Wang P, Lei J P, Li M H, Yu F H. Spatial heterogeneity in light supply affects intraspecific competition of a stoloniferous clonal plant. *PLoS One*, 2012, 7(6): e39105.
- [9] 何军, 赵聪蛟, 清华, 甘琳, 安树青. 土壤水分条件对克隆植物互花米草表型可塑性的影响. *生态学报*, 2009, 29(7): 3518-3524.
- [10] 朱万泽, 王金锡, 罗成荣, 段学梅. 森林萌生更新研究进展. *林业科学*, 2007, 43(9): 74-82.
- [11] Cline M G. Apical dominance. *The Botanical Review*, 1991, 57(4): 318-358.
- [12] Wan X C, Landhäusser S M, Lieffers V J, Zwiazek, J J. Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 2006, 26(5): 681-687.
- [13] Mader J C, Turnbull C G N, Emery R J N. Transport and metabolism of xylem cytokinins during lateral bud release in decapitated chickpea (*Cicer arietinum*) seedlings. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(1): 118-129.
- [14] 许智宏, 薛红卫. *植物激素作用的分子机理*. 上海: 上海科学技术出版社, 2012.
- [15] Liu Y Y, Will R E, Tauer C G. Gene level responses of shortleaf pine and loblolly pine to top removal. *Tree Genetics & Genomes*, 2011, 7(5): 969-986.

- [16] 高志义, 张玉胜. 沙棘根系特性的观察与研究. 北京林业大学学报, 1989, 11(4): 53-59.
- [17] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 赵一庆, 王迪海. 毛乌素沙地中国沙棘无性系种群年龄结构动态与遗传后果研究. 应用生态学报, 2001, 12(3): 347-350.
- [18] 李根前, 赵粉侠, 李秀寨, 韦宇. 毛乌素沙地中国沙棘种群数量动态研究. 林业科学, 2004, 40(1): 180-184.
- [19] 贺斌, 李根前, 徐德兵, 李甜江, 倪金碧. 沙棘克隆生长及其生态学意义. 西北林学院学报, 2006, 21(3): 54-59.
- [20] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 赵一庆, 王迪海. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长调节. 应用生态学报, 2001, 12(5): 682-686.
- [21] 郭峰, 唐翠平, 徐德兵, 李根前, 贺斌, 李甜江. 木本克隆植物中国沙棘种群林缘扩散规律研究. 云南大学学报: 自然科学版, 2015, 37(2): 310-316.
- [22] 惠兴学, 洪新, 于欣, 张立霞. 辽西地区沙棘退化林分的修复与前景. 国际沙棘研究与开发, 2009, 7(4): 24-27, 31-31.
- [23] 李秀寨, 李根前, 韦宇, 贺斌. 中国沙棘大面积死亡原因的探讨. 沙棘, 2005, 18(1): 24-28.
- [24] 张增悦, 姜准, 李甜江, 肖智勇, 李根前. 毛乌素沙地中国沙棘人工林早衰原因与特点. 西北林学院学报, 2016, 31(6): 1-6.
- [25] Cao Z L, Li T J, Li G Q, Liu C H, Gao H Y, Dai G H, Xiao Z Y, Li S L. Modular growth and clonal propagation of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* in response to irrigation intensity. Journal of Forestry Research, 2016, 27(5): 1019-1028.
- [26] 贺斌, 赵粉侠, 李根前, 马先锋, 徐德兵, 李甜江. 毛乌素沙地中国沙棘克隆生长对土壤水分含量的响应. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2012, 36(4): 46-50.
- [27] 曾诚, 陈贝贝, 肖智勇, 李甜江, 李孙玲, 代光辉, 李根前. 毛乌素沙地土壤水分对中国沙棘人工林稳定性及生产力的影响. 林业资源管理, 2016, (1): 99-104.
- [28] 李甜江, 李根前, 徐德兵, 贺斌, 高甲荣. 中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应. 生态学报, 2010, 30(24): 6952-6960.
- [29] 吴颂如, 陈婉芬, 周燮. 酶联免疫法(ELISA)测定内源植物激素. 植物生理学报, 1988, 24(5): 53-57.
- [30] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2001: 229-230.
- [31] Davies P J. Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. 3rd ed. Dordrecht: Springer, 1995.
- [32] 陈尚, 李自珍, 王刚. 克隆植物生长型的研究进展. 生态学杂志, 1997, 16(4): 59-63.
- [33] 李甜江, 李根前, 贺斌, 徐德兵. 克隆植物中国沙棘生长对外源植物激素的响应. 生态学报, 2010, 30(3): 659-667.
- [34] 刘瑞香, 杨劼, 高丽. 中国沙棘和俄罗斯沙棘叶片在不同土壤水分条件下脯氨酸、可溶性糖及内源激素含量的变化. 水土保持学报, 2005, 19(3): 148-151, 169-169.
- [35] 李丽霞, 梁宗锁, 魏宇昆, 韩蕊莲. 土壤干旱胁迫下沙棘休眠、萌芽期内源激素变化及外源 GA3 的调节. 西北林学院学报, 2001, 16(2): 10-14.