

文章编号: 0455-2059(2011)04-0064-05

救荒野豌豆对根竞争的响应及其识别机制

任媛媛¹, 张世挺¹, 罗燕江², 刘俊鹏¹, 包小辉¹

1. 兰州大学 干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000

2. 中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303

摘 要: 以救荒野豌豆为材料, 研究其对邻体根的响应机制以及根之间的识别方式. 结果表明: 邻体根存在时, 叶、茎、冠、根生物量, 根冠比和花数量均没有变化, 而繁殖生物量明显增加, 表明根的生长与繁殖不存在权衡, 也表明救荒野豌豆能够检测到邻体根的存在并做出响应; 根之间的识别方式既有直接接触, 也有间接的化感作用.

关键词: 救荒野豌豆; 花盆分割; 邻体根

中图分类号: Q142

文献标识码: A

Response to root competition and mechanism of recognition in *Vicia sativa*

REN Yuan-yuan¹, ZHANG Shi-ting¹, LUO Yan-jiang², LIU Jun-peng¹, BAO Xiao-hui¹

1. Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology with the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China

Abstract: Pot experiments were conducted with *Vicia sativa* to find the mechanism and ways of recognition responding to the presence of its neighbors' roots. The results are that no changes occurred in its leaf biomass, stem biomass, shoot biomass, root biomass, root-shoot ratio and the number of flowers compared with plants grown without their neighbors' roots, but there was an overproduced reproduction biomass when the neighbors' roots were present, which showed that there was no tradeoff between root growth and reproductive growth, and that plants could recognize and respond to their neighbors' roots in *Vicia sativa*; the ways of recognition included both direct physical contact and indirect allelopathy.

Key words: *Vicia sativa*; pot partition; neighbor's root

植物是否能够检测和响应邻体植物, 对于完全理解植物彼此间相互作用至关重要. 植物如果不能检测和响应于邻体, 那么植物间的相互作用通过物种改变可利用资源, 被动地响应于邻体植物所决定. 如果植物能够检测到邻体的存在并对其做出响应, 那么植物间的相互作用不仅仅由可利用资源调节^[1]. 研究表明植物不仅能响应于营养资源, 而且能响应邻体根的存在^[2-4]. 有些植物能够直接响应邻体根的相互作用, 比如豌豆 (*Pisum sativum*)^[4] 和豚草 (*Ambrosia*

dumosa)^[5]能识别自己和非己的根, 使用这些信息调整根的生长, 最小化减少种内竞争; 有些植物采取进取性策略, 产生有毒的化学物质, 改变邻体根的策略^[6-9]. 因此, 植物识别邻体根的存在方式, 既有直接接触^[4-5], 也有间接的化感作用^[6-9].

Gersani 等^[10]提出了一个进化稳定对策模型^[11], 预测邻体根的存在将导致植物个体把生物量更多地分配到根部. 这一预测已被许多研究证实^[10, 12-16]. 但近年来以燕麦 (*Avena sativa*) 为材料的研究结果并不支持该模型的预测^[17]. 很多验

收稿日期: 2011-01-21; 修回日期: 2011-06-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(30970466)

作者简介: 张世挺(1970—), 男, 河南信阳人, 副教授, e-mail: zhangshiting@lzu.edu.cn, 研究方向为植物生态学, 通信联系人.

证邻体根竞争研究的试验设计受到质疑,包括:大小不对称性^[18-21]、地上竞争的变化^[22]、培养基容积差异^[23-26],以致对 Gersani 等^[10]的预测模型产生质疑. 为了消除这些因素可能对实验造成的影响,本实验采用大小一致的花盆、种子及浇灌营养液的沙基,以保证每株植物的营养资源、培养基深度都相同;同时,花盆上面用木板隔开,以避免植物的地上竞争.

基于以上原因,本文以青藏高原常见的一年生牧草——救荒野豌豆(*Vicia sativa*)为材料,研究其对邻体根的响应机制以及根之间的识别方式,为探讨植物对邻体根的响应方式及其机制提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验地概况

实验于2009年4-10月在甘肃省甘南藏族自治州合作市兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室高寒草甸生态系统定位站(34°55'N, 102°53'E)进行. 试验地处青藏高原东缘,海拔2900 m,年平均温度2.0℃,最冷的12, 1, 2月三个月平均温度为-8.9℃,最热的6-8月三个月平均温度为11.5℃,年均降雨量550 mm,土壤类型为亚高寒草甸土,植被类型为典型高寒草甸.

1.2 研究方法

1.2.1 材料

救荒野豌豆,茎斜升或攀缘,单一或多分枝.偶数羽状复叶;托叶戟形,通常有2~4裂齿.花腋生,近无梗;花冠紫红色或红色.荚果线状长圆形,成熟时背腹开裂,果瓣扭曲.种子4~8,圆球形,棕色或黑褐色,花期4-7月,果期7-9月.

1.2.2 方法

救荒野豌豆种子用砂磨处理脱皮同时不损坏胚,用水浸泡后放置于培养皿中,待完全萌发后,于2009年5月12日将大小相同的幼苗随机移到装有沙子的花盆(15 cm×26 cm×20 cm)中,每盆2株.实验设计通过花盆分割来实现,即无隔开(花盆中间没有隔开)、网子隔开(用80目的尼龙网在花盆中间隔开,允许花盆两边植物的营养资源和根分泌物的移动,但是阻止了不同植物根的直接接触)和完全隔开(一半体积培养基用塑料完全包裹,既防止了不同植物根的直接接触,也防止了花盆两边植物的营养资源和根分泌物的移动),具体如图1所示.每个处理40个重复.

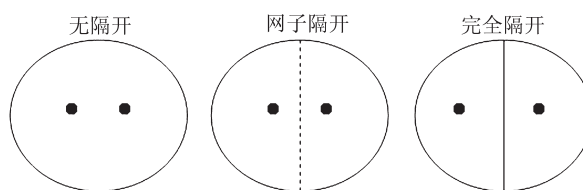


图1 实验设计

Figure 1 Experimental design

花盆随机放置于试验田中,所有花盆之间的距离都为90 cm,中间用木板分开,以保证所有植物具有相同的光资源,避免了地上竞争.试验期间,通过洒水壶喷水一直保持沙基潮湿.从2009年5月23日第一次浇0.5强度的霍格兰营养液起(25 mL/(株·次)),以后每隔2天浇一次.8月14日进行取样,清洗干净后,对每株植物的叶片、茎、根和繁殖部分进行分离,然后分别置于80℃的烘箱中烘至恒重,用万分之一的电子天平称重,并统计了花数量.

1.3 数据处理

所有数据在Excel中录入整理后,用SPSS 13.0软件进行分析.不同处理下样本间统计量的差异采用One-way ANOVA方法检验,样本统计量平均值之间的差异用Tukey检验.

2 结果与分析

邻体根存在对救荒野豌豆生物量和繁殖的影响:由图2可以看出,邻体存在即无隔开与完全隔开相比,叶、茎、冠、根、总生物量,根冠比和花数量均没有变化($P>0.05$),而繁殖生物量明显增加($P<0.05$).

由图2可以看出,不同隔开方式即根之间的直接接触或间接的化感作用或二者共同作用对救荒野豌豆生长的影响:叶、茎、冠、根、总生物量,根冠比和花数量均没有变化,而繁殖生物量却不同,表明根之间的识别方式仅仅影响繁殖生物量,直接接触增加繁殖生物量但不显著,间接的化感作用增加繁殖生物量但不显著,二者共同作用使邻体根存在时繁殖生物量显著增加.

3 讨论与结论

3.1 对邻体根的响应机制

通过花盆中植物无隔开和完全隔开对比,发现邻体根存在时仅仅繁殖生物量增加,植物的其他性状均没有发生变化.原因如下:

首先,有关邻体竞争者存在时根的生长一般有两种相反的解释:一种是根的投资和繁殖分配存在权衡^[10],即植物与邻体生长在一起时以繁殖

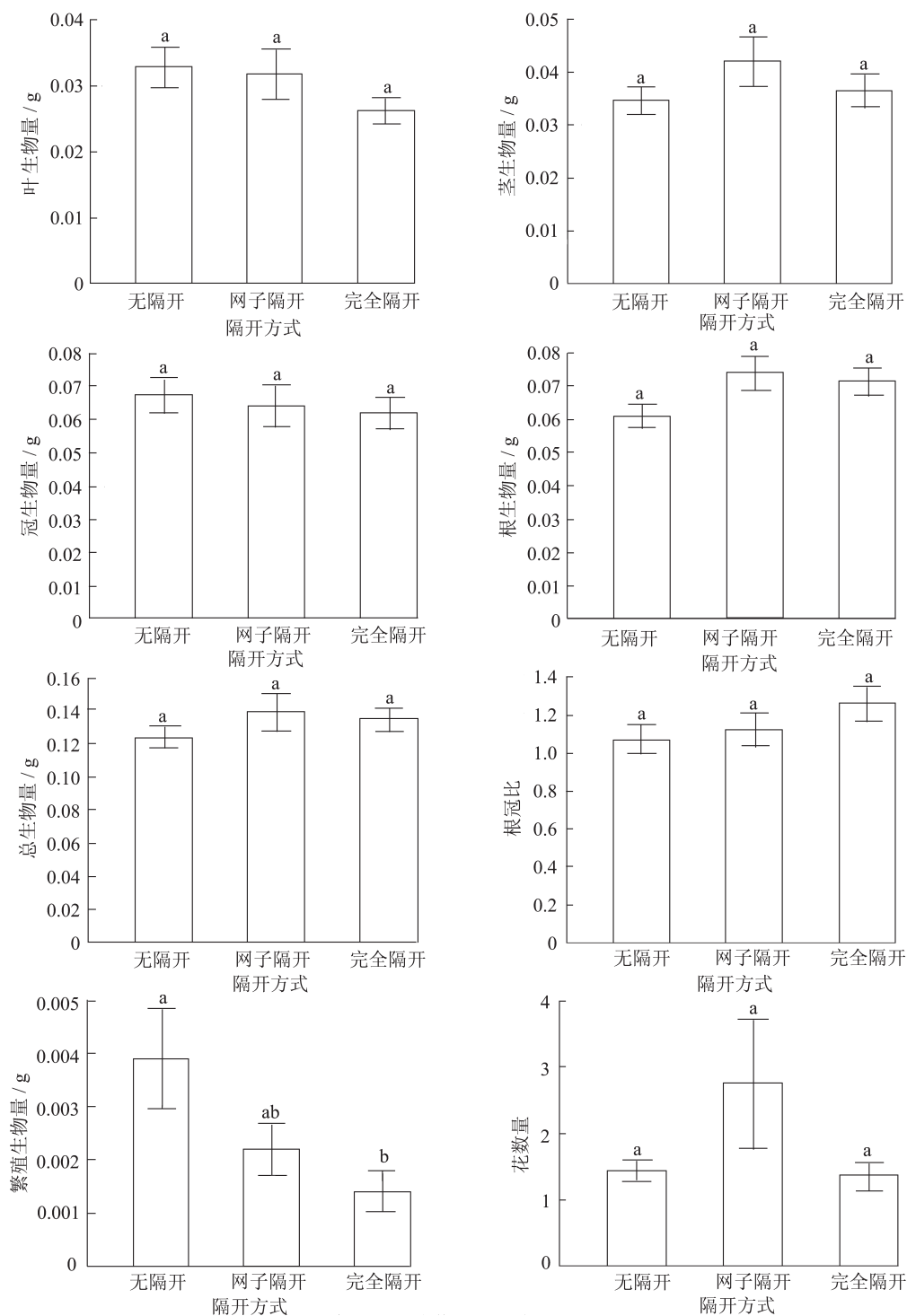


图 2 花盆隔开对救荒野豌豆生物量和繁殖的影响

Figure 2 Effect of pot partitions to biomass and reproduction in *Vicia sativa*

为代价产生较多的根,或是与邻体生长在一起时,产生较少的根以便分配更多的资源给繁殖;另一种是根的投资和繁殖不存在权衡^[27-29],产生较多的根促进获得更多的资源,一般会导致较多的生物量和繁殖。本研究与后一种观点一致,但是又略有不同,即邻体根存在时根的生长和繁殖不存在权衡,但繁殖生物量增加,这是救荒野豌豆对邻体

根存在时的响应机制。

其次,可能与物种本身有关。邻体根存在时,燕麦(*Avena sativa*)生物量没有发生变化^[17];大豆(*Phaseolus variegatus*)产生较多根同时繁殖生物量下降^[16];一些树木和野生草莓产生较多的根^[13,15];禾本科的一种植物产生较多的根,而另一种却没有变化^[14]。因此,物种不同,对邻体根的响

应机制不同,采取不同的策略以更好地适于自己甚至后代的生长。

最后,是对邻体根的响应,而不是对培养基容积的响应。关于培养基容积对植物生长的作用是一个具有争议的话题^[23-26,30-31]。一种是植物没有能力对培养基的容积作出响应,植物多吸收营养可能促进植株更好的生长,实质上协调繁殖;另一种是培养基容积本身也是一种资源,邻体存在时培养基的容积本身提供植物较大的进取性、灵活性或者吸收水的预见性、提供营养的环境或者其他有益的土壤—植物之间的相互作用^[32]。支持后者的研究因此对 Gersani 等^[10]的预测模型提出质疑,认为根生物量的增加不是对邻体根的响应。例如,单独生长在较大培养基容积中的苘麻(*Abutilon theophrasti*)繁殖增加^[24]。Maina 等^[16]研究表明两倍培养基中根生物量增加了3倍,而两个单倍培养基的容积没有导致两倍根生物量的增加。O'Brien 等^[12]研究也表明营养恒定,根生物量与花盆大小成正比。但是,也有研究表明单独生长在较大培养基中的大狗尾草(*Seteria faberii*)繁殖生物量减少以及推迟开花时间^[24]。Semchenko 等^[17]关于 *Avena sativa* 的研究也显示培养基大小的不同没有导致生物量的变化。本研究中,有邻体存在的两倍培养基和完全分开的单倍培养基植物的叶、茎、冠、根生物量没有变化,表明对于这个物种来说,空间不是一种资源,与 Semchenko 等^[17]的研究结果一致。另外,如果空间是一种资源,植物个体响应于增加的空间是独立于邻体的存在或者可利用的营养,以便较多空间不仅仅产生较多根,也利于增加资源而不是减少繁殖,这与 Gersani 等^[10]提出的进化稳定对策模型相反。所以培养基的容积作为资源不是一种普遍现象^[32]。

3.2 根的识别方式

本研究通过花盆的不同隔开方式试着区分救荒野豌豆对邻体根识别的机理,是对资源变化的响应,还是通过根的直接接触或者间接的化感作用来区分自己和非己。研究表明,豌豆能够通过直接接触识别邻体根^[4],豚草既能通过直接接触,也能通过间接的化感作用识别邻体根^[5]。本研究中,救荒野豌豆根之间的识别包括直接接触和间接的化感作用两种方式。直接接触和间接的化感作用都使繁殖生物量增加,但差异性不显著,二者的共同作用使邻体根存在(包括直接接触和间接的化感作用)时差异性显著;但植物的其他性状对这两种

识别方式没有响应,表明植物的不同器官对根识别方式的敏感度不同。

参考文献

- [1] CALLAWAY R M. The detection of neighbors by plants[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(3): 104–105.
- [2] MAHALL B E, CALLAWAY R M. Root communication among desert shrubs[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 1991, 88(31): 874–876.
- [3] GERSANI M, ABRAMSKY Z, FALIK O. Density-dependent habitat selection in plant[J]. Evolutionary Ecology, 1998, 12(2): 223–234.
- [4] FALIK O, REIDES P, GERSANI M, et al. Self/non-self discrimination in roots[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(4): 525–531.
- [5] MAHALL B E, CALLAWAY R M. Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae)[J]. American Journal of Botany, 1996, 83(1): 93–98.
- [6] SCHENK H J, CALLAWAY R M, MAHALL B E. Spatial root segregation: are plants territorial?[J]. Advances in Ecological Research, 1999, 28(2): 145–180.
- [7] INDERJIT J, WESTON L A. Root exudates: an overview[M]//DE KROON H, VISSER E J W. Root ecology. Heidelberg: Springer-Verlag, 2003: 235–255.
- [8] BAIS H P, PARK S W, WEIR T L, et al. How plants communicate using the underground information superhighway[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(1): 26–32.
- [9] BAIS H P, VEPACHEDU R, GILROY S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions[J]. Science, 2003, 301(5638): 1377–1380.
- [10] GERSANI M, BROWN J S, O'BRIEN E E, et al. Tragedy of the commons as a result of root competition[J]. Journal of Ecology, 2001, 89(4): 660–669.
- [11] MAYNARD SMITH J, PRICE G R. The logic of animal conflict[J]. Nature, 1973, 246(2): 15–18.
- [12] O'BRIEN E E, GERSANI M, BROWN J S. Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition[J]. New Phytologist, 2005, 168(3): 401–412.
- [13] HOLZAPFEL C, ALPERT P. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots[J]. Oecologia, 2003, 134(1): 72–77.

- [14] DAY K J, JOHN E A, HUTCHINGS M J. The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*[J]. Functional Ecology, 2003, 17(4): 454–463.
- [15] KING D A. A model analysis of the influence of root and foliage allocation on forest production and competition between trees[J]. Tree Physiology, 1993, 12(2): 119–135.
- [16] MAINA G G, BROWN J S, GERSANI M. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons[J]. Plant Ecology, 2002, 160(2): 235–247.
- [17] SEMCHENKO M, HUTCHINGS M J, JOHN E A. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 252–260.
- [18] LAIRD R A, ARSSEN L W. Size inequality and the tragedy of the commons phenomenon in plant competition[J]. Plant Ecology, 2005, 179(1): 127–131.
- [19] WEINER J. Asymmetric competition in plant populations[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1990, 5(11): 360–364.
- [20] CAHILL J F. Interactions between root and shoot competition vary among species[J]. Oikos, 2002, 99(1): 101–112.
- [21] SCHWINNING S, WEINER J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants[J]. Oecologia, 1998, 113(4): 447–455.
- [22] CIPOLLINI D F, SCHULTZ J C. Exploring cost constraints on stem elongation in plants using phenotypic manipulation[J]. The American Naturalist, 1999, 153(2): 236–242.
- [23] HANSON P J, DIXON R K, DICKSON R E. Effect of container size and shape on the growth of northern red oak seedlings[J]. Hortscience, 1987, 22(6): 1293–1295.
- [24] MCCONNAUGHAY K D M, BAZZAZ F A. Is physical space a soil resource[J]. Ecology, 1991, 72(1): 94–103.
- [25] VAN IERSEL M. Root restriction effects on growth and development of salvia (*Salvia splendens*)[J]. Hortscience, 1997, 32(7): 1186–1190.
- [26] NESMITH D S, DUVAL J R. The effect of container size[J]. Hort Technology, 1998, 8(4): 495–498.
- [27] HESS L, DE KROON H. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 241–251.
- [28] DE KROON H. How do roots interact[J]. Science, 2007, 318(5856): 1562–1563.
- [29] DUDLEY S A, FILE A L. Kin recognition in an annual plant[J]. Biology Letters, 2007, 3(4): 435–438.
- [30] MATTHES-SEARS U, LARSON D W. Limitations to seedling growth and survival by the quantity and quality of rooting space: implications for the establishment of *Thuja occidentalis* on cliff faces[J]. International Journal of Plant Sciences, 1999, 160(1): 122–128.
- [31] BIRAN I, ELIASSAF A. The effect of container shape on the development of roots and canopy of woody plants[J]. Scientia Horticulturae, 1980, 12(2): 183–193.
- [32] O'BRIEN E E, BROWN J S. Games roots play: effects of soil volume and nutrients[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(13): 438–446.

(责任编辑:王春燕)