

棉花根-冠关系的研究 ——根系伤流液及叶片中内源激素的变化^①

田晓莉^② 杨培珠 何钟佩 李丕明
(中国农业大学作物学院)

摘要 植物的根、冠之间除了物质(矿质元素、光合产物等)的交流外,还存在着重要的信息通讯,如化学信号、电信号、水信号等。根、冠之间通过这些信号的交流,协调植物的正常生长。本试验选用2个生育特性不同的短季棉品种,研究了根系伤流液和叶片中内源激素的动态变化,以此探讨了棉花根-冠之间的关系。结果表明,初花期后,伤流液中几种激素的流量均达到峰值,与地上部鲜重的快速增长和幼铃的发育有关;中棉所20号伤流液中 iP+iPA, IAA, ABA 的高峰出现时间早于中棉所16号,与其产量器官发育较早相吻合;中棉所16号伤流液中几种生长促进型激素的含量在开花后高于中棉所20号,另外,其叶片中的 Z+ZR, iP+iPA 含量高于后者,而 ABA 含量低于后者,决定了它的地上部生长较后者旺盛。文章最后讨论了细胞分裂素不同组分的作用。

关键词 短季棉; 根系伤流液; 叶片; 植物激素; 根-冠关系

分类号 S562; Q945.173; Q946.885

Changes of Endogenous Hormones in Root Exudates and Leaf of Cotton and the Relation between Root and Growing Stem

Tian Xiaoli Yang Peizhu He Zhongpei Li Piming
(College of Crop Sciences, CAU)

Abstract The changes of endogenous hormones in root exudates and leaf and the relations of root to stem with two cultivars of short-season cotton (Zhongmiansuo 16 and Zhongmiansuo 20) have been studied. The results suggested that: ①After primary flowering, contents of each detected hormones in root exudates were all reached to the peak value, which might have certain correlation with the rapid increase of weight of above-ground part and the development of young bolls. ②Compared with Zhongmiansuo 16, the peak value of iP+iPA, IAA, ABA in root exudates of Zhongmiansuo 20 appeared earlier, which is corresponding with its early and rapid growth of boll forming. ③Contents of several growth-promoting hormones in root exudates and the level of Z+ZR, iP+iPA in leaf of Zhongmiansuo 16 were higher than Zhongmiansuo 20 after flowering, causing more vigorous growth of above-ground part than Zhongmiansuo 20. The possible effects of different kinds of CTKs were all discussed.

Key words short-season cotton; root exudates; leaf; plant hormones; root-stem relation

由于研究水平的限制,人们对植物根系的了解远不如对地上部那样详细和明确,但研究者

收稿日期: 1998-03-17

①国家自然科学基金资助项目 39470431、攀登计划(9219-2)和农业部重点项目(08-02-02)资助课题;

②田晓莉,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

们已愈来愈深刻地认识到根系在协调植物整株行为中的重要作用,并力求探明根-冠之间的通讯道路和方式。近几十年来,人们已在此领域进行了大量的研究,积累了较为丰富的材料和知识。许多试验表明,木质部是联系植物地上、地下部的重要通道之一,而木质部汁液中的内源激素是二者通讯的一种重要方式。目前,已在木质部汁液中发现有CTKs, IAA, ABA, GAs以及乙烯利前体ACC存在。其中,CTKs主要由根系产生,经由木质部运输到植物的地上部,与叶片衰老、结实及地上部生长等关系密切。伤流液中的IAA主要是由地上部合成向基运输至根系,后又返回到蒸腾流中的,但也不排除根系合成了一部分IAA。至于ABA, ACC和GAs可能是在根系中合成或转化后,通过木质部运往地上部的。

CTKs和ABA是伤流液中研究得最多的2种植物激素。CTKs可以显著抑制叶片衰老,延长叶片的寿命,这一点已得到公认。番茄^[1]、白羽扇豆^[2]、大豆^[3~5]、水稻^[6]等作物伤流液中细胞分裂素类物质均在盛花期或结果早期大幅度增加,在棉花上也发现了同样的规律^[7,8]。一些研究还指出,植物的营养生长也受到CTKs的促进,如柳树春季伤流液中CTKs活性的增加与地上部的春季生长吻合,而伤流液中较低的CTKs水平与地上部的休眠相对应^[9]。干物质积累多、叶片衰老慢的高粱和水稻品种,伤流液中的CTKs流量高于易衰老的品种^[6,10]。ABA则主要与植物在逆境条件下的反应有关,一般情况下,干旱、淹水、低温、土壤板结、氮素供应不足等根系逆境均会引起木质部汁液中ABA含量的上升,继而调节地上部的生长(如气孔关闭、光合速率降低等),使植物适应所处的逆境条件。

可见,木质部汁液中的植物激素确实担当着植物根-冠通讯的功能,传递着根向冠发出的讯息,使二者协调生长。当然,根-冠通讯除木质部外,还存在着韧皮部这一通道,除植物激素之外,还存在着别的信号物质(多胺、钙调蛋白、电波等),本试验只涉及木质部及其中的植物激素。

棉花是一种重要的经济作物,但以往很少报道群体条件下棉花根系伤流液中的内源激素变化及其在根-冠关系中的作用。本试验选用生育特性不同的2个短季棉品种,在研究伤流液中植物激素变化的同时,并考察地上部有关性状及叶片中植物激素的动态,将二者配合分析,以期在这方面做一些有说服力的探讨,并进而为提高棉花生产力提供理论指导。

1 材料与方 法

试验于1992年在中国农大附近进行,壤土肥力中等。供试品种为中棉所16号(以下简称中16)和中棉所20号(以下简称中20),均为短季棉。05-18播种,密度为135 000株·hm⁻²,小区面积60 m²,重复4次。

试验于蕾期(07-08)开始采集伤流,并调查有关性状,取样间隔为7~10 d,每次选取有代表性的棉株10~15株,在子叶节下方切断地上部,用蒸馏水冲洗残茎切面,然后将适宜孔径的乳胶管一端套在残茎上,另一端接入收集容器(试管或三角瓶)中,共收集12 h(19:00~7:00)。与此同时,考察切掉的地上部各部位的鲜重。

07-22打顶,于打顶当天标记主茎倒数第一片展开叶,将叶龄记为0 d,以后按试验要求的叶龄取样,每次取4~5片叶,在液氮中速冻后,与伤流液均置于-27℃低温冰箱中保存。用80%甲醇研磨提取叶片中的植物激素,然后经真空浓缩干燥蒸掉甲醇及水分。伤流液则直接取

注 ABA:脱落酸; ACC:1-氨基-环丙烷-1-羧酸; CTKs:细胞分裂素; GAs:赤霉素类; IAA:吲哚乙酸; iP+iPA:异戊烯基腺嘌呤+异戊烯基腺嘌呤核苷; Z+ZR:玉米素+玉米素核苷。

出 3 mL 真空浓缩干燥, 2 者均加入 1 mL 样品稀释液溶解定容, 用间接酶联免疫吸附法 (ELISA)^[11] 测定样品中 IAA, ABA, Z+ZR, iP+iPA 的含量, 药盒为本研究室自制。

2 结果与分析

2.1 棉株地上部生育动态

试验所用 2 个品种虽均为短季棉, 但表现出不同的生育特性, 在单株生长势、营养生长向生殖生长的转移等方面均有差异。如图 1-A 所示, 棉株茎叶(营养体)鲜重呈单峰曲线变化, 于 08-20(集中结铃末期)达到峰值, 随后随着叶片的不断凋萎, 营养体鲜重开始下降, 至 09-16(吐絮期), 2 个品种的茎叶鲜重只有 08-20 时的 50% 左右。从图 1-B 可见, 产量器官鲜重的积累与营养体不同, 一直呈上升状态, 并在 08-06~08-27 之间呈直线增长。

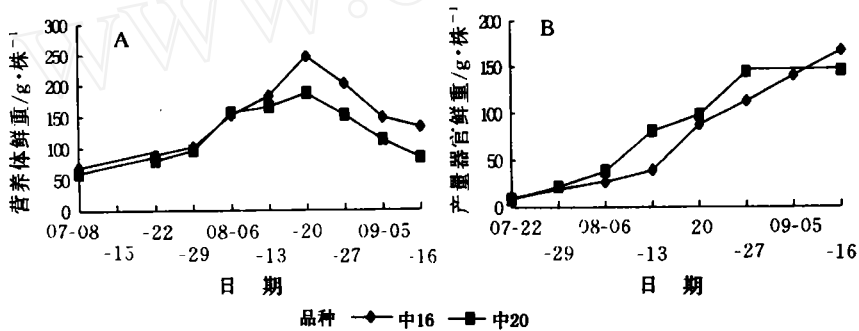


图 1 棉株地上部鲜重的增长动态

比较 2 个品种, 可见二者之间存在明显的差异。中 16 的营养体鲜重自 07-08 一直高于中 20, 说明其营养体生长较为繁茂。但中 16 产量器官的发育相对滞后, 08-27 前, 它的产量器官鲜重一直低于中 20, 之后则逐渐赶上并超过后者。

营养体鲜重/产量器官鲜重(R), 表示供给单位鲜重产量器官生长的营养体数量, 反映了棉株以营养生长为主转向生殖生长的过渡动态。进一步分析 2 个品种 R 的变化(表 1), 可见中 20 的 R 值在 07-22(初花期)即下降到 9.7, 而中 16 在 07-29 方降为 9.2, 并且中 20 的 R 值在各测定期均小于中 16。这意味着中 20 的生长中心转移较早。

需要指出的是, 虽然中 16 产量器官鲜重的积累较晚, 但该品种地上部总鲜重(营养器官+产量器官)的单株日增量一直高于中 20, 07-08~07-29 之间, 二者的单株日增量分别为 3.94 g(中 20)和 2.82 g(中 16), 07-29~08-20 之间, 中 16 的单株日增量为 8.26 g, 中 20 为 8.01 g。

表 1 棉株营养体鲜重/生殖体鲜重(R)的变化动态

日期	中 16	中 20
07-15	18.6	13.7
07-22		9.7
07-29	9.2	4.5
08-06	5.7	4.1
08-13	4.6	2.0
08-20	2.8	1.9
08-27	1.8	1.1

2.2 根系伤流液中内源激素流量的动态变化

2.2.1 细胞分裂素(CTKs) 如图 2-A 所示, 2 个品种根系伤流液中 Z+ZR 均呈单峰曲线变化。蕾期 Z+ZR 流量很低, 初花期前剧增, 于 07-22 达到峰值后又大幅度下降, 在集中结铃阶

段一直维持较低水平,棉铃发育后期,出现小幅度回升现象。

中16伤流液中的*iP+iPA*仍呈单峰曲线变化(图2-B),只是峰值于08-06(盛花期)出现,较*Z+ZR*为晚。中20的*iP+iPA*则略呈双峰曲线变化,07-22达到第一峰后(同*Z+ZR*),第二高峰于08-06出现(与中16一致)。

还可看出,2个品种伤流液中*iP+iPA*的流量高于*Z+ZR*,尤其是07-29后更为明显。如08-06时中16和中20的*iP+iPA*分别是中20*Z+ZR*的6.13倍和9.15倍。

2.2.2 生长素(IAA) 如图2-C所示,中16和中20伤流液中IAA流量的变化趋势明显不同,中16的变化为一单峰曲线,峰值于08-06出现,然后缓慢下降,08-20后大幅度下降。中20伤流液中IAA的变化趋势与*iP+iPA*十分相似,也略呈双峰曲线,第一峰值也于07-22出现,然后急剧下降,至07-29流量已很低,08-06达到第二个峰值,后缓慢下降。

就绝对值而言,2个品种伤流液中IAA流量的差异与*Z+ZR*和*iP+iPA*类似,即除了07-22之外,中16的IAA流量均明显高于中20。

2.2.3 脱落酸(ABA) 2个品种伤流液中ABA流量的变化趋势一致(图2-D),均为双峰曲线,只是中16的峰值出现时间晚于中20。中16的第一个高峰于08-06出现,第二个高峰于08-27出现。而中20分别于07-22和08-20达到第一、二峰。

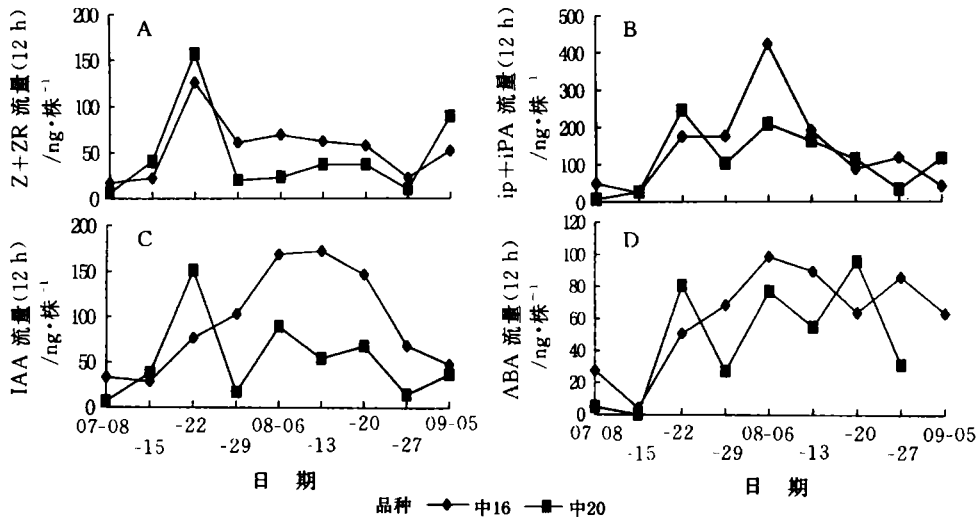


图2 棉株伤流液中各植物激素的变化动态

2.3 叶片中的细胞分裂素类物质(CTKs)及 ABA

叶片中、尤其是成熟叶片中的CTKs主要来源于根系。由表2可见,中16叶片中的*Z+ZR*、*iP+iPA*含量高于中20,如叶龄29日时,中16的*Z+ZR*是中20的1.72倍,叶龄36日时,中16的*iP+iPA*是中20的1.25倍。这与中16伤流液中的*Z+ZR*和*iP+iPA*均高于中20是一致的。中16叶片中的ABA含量低于中20。叶龄36日时,叶片中的ABA含量最高,此时中16为中20的85.6%。

3 讨论

试验结果表明,棉株根系伤流液中的各激素流量呈现有规律的变化,中16伤流液中除*Z*

+ZR 于 07-22 出现峰值, iP+iPA, IAA, ABA 流量的高峰于 08-06 出现。中 20 伤流液中的 4 种激素均于 07-22 达到峰值, 并且除 Z+ZR 外, 其余几种还形成了第二个高峰。

中 16 与中 20 伤流液中的 Z+ZR, iP+iPA 均在初花期~盛花期达到峰值, 这与已有的报道^[1~8]一致。研究者们认为, 此时伤流液中 CTKs 的高含量与产量器官的大量形成和快速生长有关。本试验还发现, 棉花伤流液中的 IAA 和 ABA 也在初花期~盛花期剧烈变化, 出现峰值和低谷; 另外, 中 20 伤流液中 IAA, ABA 的峰值均比中 16 提前 2 周出现, 与该品种产量器官生长发育较中 16 早而快(图 1-B)相吻合。所以, 可以推测, CTKs 和 IAA, ABA (没有测定 GAs, 这里不能包括进去) 共同启动了产量器官的快速生长, 至于具体的作用机理, 则尚待深入研究。

表 2 棉花叶片中几种激素的变化动态

叶龄 t/d	品种	激素种类		
		Z+ZR	iP+iPA	ABA
15	中 16	99.82	198.37	600.82
	中 20	79.25	161.03	758.38
29	中 16	79.92		2 607.20
	中 20	46.62		3 609.57
36	中 16	63.27	502.16	3 249.62
	中 20	54.95	407.98	3 768.03
45	中 16		996.20	2 039.96
	中 20		793.60	3 199.20
56	中 16	138.20	805.81	
	中 20	109.56	649.07	

植物激素在叶片衰老的调控中起着重要的作用。至今, 绝大多数的试验已经表明, 细胞分裂素类物质可以显著抑制叶片衰老, 延长叶片的寿命^[12]。ABA 的作用则比较复杂, 至少在叶片发育后期, ABA 与叶片的衰老呈正相关。本试验中, 中 16 主茎叶片中的 Z+ZR, iP+iPA 含量高于中 20, ABA 含量低于中 20, 无疑有利于延缓中 16 叶片的衰老和脱落, 这与该品种的营养体较为繁茂是一致的。

已有报道指出, 成熟叶片是 CTKs 的“库”, 根系是产生 CTKs 的“源”, 木质部则是 CTKs 运输的通道^[13]。因此, 中 16 叶片中的高 CTKs 含量与其伤流液中高 CTKs 流量关系密切。由于叶片也是合成 ABA 的主要部位, 因而伤流液中 ABA 的流量不能决定叶片中 ABA 的含量。

分析 2 个短季棉品种的生育特性(生长势、生长中心的转移)及其伤流液中内源激素流量的绝对值和变化趋势(峰值与低谷的出现), 可以作出如下假设: 棉花生长中心的转移可能更多地与伤流液中内源激素的变化趋势有关, 而棉花的生长势(单株地上部总鲜重的增长)更多地与内源激素绝对值的高低有关。

CTKs 有多种组分, 植物不同发育时期和不同器官组织中的 CTKs 种类及其活性均有变动。就根系伤流液而言, 迄今为止, 关于大豆^[3,4]、菜豆^[13]、白羽扇豆^[2]、烟草^[12]、苜蓿^[14]、白苏^[15]、燕麦和小麦^[16]的大部分报道均指出, 主要的 CTKs 种类是玉米素(Z)类和双氢玉米素(DHZ)类, 异戊烯基腺嘌呤(iP)类含量很低或未能检测到。本试验表明, 棉花根系伤流液中 iP

+iPA 的流量较 Z+ZR 为高,董志强^[8]的试验也支持这一结果。由于未对其他 CTKs 组分进行检测,所以尚不能明确棉花伤流液中 CTKs 的主要运输形式,该问题需进一步探讨。

综上所述,棉花根系伤流液中的植物激素确实是根-冠之间的一种通讯信号。根系通过调节自身产生、转化、中转、运输植物激素的能力,控制着伤流液中植物激素的流量,使“信号”增强或减弱,继而影响地上部的生长发育,最终使根-冠关系达到协调一致。本试验结果也加深了对根系重要性的认识,提示在棉花高产栽培中应切实注重培育良好的根系。

参 考 文 献

- 1 Davey J E, Van Staden J. Cytokinin translocation: Changes in zeatin and zeatinriboside levels in the root exudate of tomato plants during their development. *Planta*, 1976, 130: 69~72
- 2 Davey J E, Van Staden J. Cytokinin activity in *Lupinus albus*: II. Distribution in fruiting plants. *Physiologia Plantarum*, 1978, 43: 82~86
- 3 Nooden L D, Singh S, Letham D S. Correlation of xylem sap cytokinin levels with monocarpic senescence in soybean. *Plant Physiology*, 1990, 93: 33~39
- 4 Nooden L D, Letham D S. Cytokinin metabolism and signaling in the soybean plant. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1993, 20: 639~653
- 5 Heindl T C, Carlson D R, Brun W A, et al. Ontogenetic variation of four cytokinins in soybean root pressure exudate. *Plant Physiology*, 1982, 70: 1619~1625
- 6 Horoshi S, Tamizi S, Kuni I. Changes in the chlorophyll contents of leaves and in levels of cytokinins in root exudates during ripening of rice cultivars Nipponbare and Akenohishi. *Plant and Cell Physiology*, 1995, 36(6): 1105~1114
- 7 丁静,沈镇德. 棉株根系伤流液中的细胞分裂素物质. *植物生理学报*, 1985, 11(3): 249~262
- 8 董志强,何钟佩,李丕明. DPC 处理对春棉根系伤流液中激素含量动态影响的研究. 见:何钟佩主编. 作物激素生理及化学控制. 北京:中国农业大学出版社,1997,22~28
- 9 Alvim R, Hewett E W, Saunders P F. Seasonal variation in the hormone content of willow. 1. Change in abscisic acid content and cytokinin activity in the xylem sap. *Plant Physiology*, 1976, 57: 474
- 10 Ambler J R, Morgan P W, Jordan W R. Amounts of zeatin and zeatinriboside in xylem sap of senescent and nonsenescent sorghum. *Crop Science*, 1992, 32(2): 411
- 11 何钟佩. 农作物化学控制实验指导. 北京:北京农业大学出版社,1993,60~68
- 12 Singh S, Letham D S, Palni L M S. Cytokinin biochemistry in relation to leaf senescence. VIII. Translation, metabolism and biosynthesis of cytokinins in relation to sequential leaf senescence of tobacco. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86: 398~406
- 13 Palmer M V, Wong O C. Identification of cytokinin from xylem exudate of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology*, 1985, 79: 296~298
- 14 Wagner B M, Beck E. Cytokinins in the perennial *Urtica dioica* L. as influenced by its nitrogen status. *Planta*, 1993, 190: 511~518
- 15 Grayling A, Hanke D E. Cytokinins in exudates from leaves and roots of red Perilla. *Phytochemistry*, 1992, 31(6): 1863~1868
- 16 Badenoch-Jones J, Parker C W, Letham D S, et al. Effect of cytokinin supplied via the xylem at multiples of endogenous concentration on transpiration and senescence in derooted seedlings of oat and wheat. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(5): 504~516