

The Effect of Root-Breaking on Aboveground Compensatory Growth of Ryegrass

Zhongjia Cui, Yan Zheng, Fei Lan, Liying Wang, Mingxin Tang, Xiaoling Wang*

College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang Henan
Email: *wxling02@163.com

Received: Oct. 25th, 2018; accepted: Nov. 12th, 2018; published: Nov. 19th, 2018

Abstract

Based on root-induced cytokinin, the effect of root on aboveground compensatory growth of ryegrass was investigated by root-breaking. The experiment comprised three treatments: 1) clipping without root-breaking (HF), 2) clipping with root-breaking (HS), 3) no clipping (CK). Results showed that aboveground biomasses were significantly higher in HF treatment than in HS treatment during the regrowth period, which indicated that strong regrowth ability was in the HF treatment. In addition, aboveground compensatory growth occurred in the HF treatment. In the early regrowth period, the high leaf cytokinin content in HS treatment increased its root growth. In the later regrowth period, the high leaf cytokinin content in HF treatment increased its leaf growth. The higher cytokinin transport rate from roots to leaves increased leaf cytokinin content. In a word, integrated root function and root-induced leaf cytokinin play a key role on the aboveground compensatory growth of ryegrass.

Keywords

Ryegrass, Regrowth after Clipping, Aboveground Compensatory Growth, Cytokinin

断根对去叶黑麦草地上补偿性生长的影响

崔中佳, 郑岩, 兰菲, 王丽莹, 唐铭欣, 王晓凌*

河南科技大学农学院, 河南 洛阳
Email: *wxling02@163.com

收稿日期: 2018年10月25日; 录用日期: 2018年11月12日; 发布日期: 2018年11月19日

*通讯作者。

摘要

以根诱导的叶片细胞分裂素为基础,以期通过断根措施来揭示根系对去叶黑麦草地上部分补偿性生长的影响。试验包括3个处理:1) 去叶且不断根(HF);2) 去叶留5厘米的茬高且断根(HS);3) 没有去叶(CK)。结果表明,在再生期间, HF处理的地上生物量显著高于HS处理,表现出较强的再生能力,并且地上补偿性生长还发生在HF处理。在再生的早期, HS处理叶片中较高的细胞分裂素含量促进了其根系的生长。在再生期后期, HF处理叶片中较高的细胞分裂素含量促进了其再生。较高的细胞分裂素从根系到叶片的输送速率,导致黑麦草片中较高的细胞分裂素含量水平。总之,完善的根系功能和根系诱导的叶片细胞分裂素对黑麦草地上补偿性生长起着关键性的调控作用。

关键词

黑麦草, 去叶再生, 地上补偿性生长, 细胞分裂素

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 前言

植物补偿性生长是指植物在逆境胁迫下表现出生长下降,但在逆境后增长速度增加的现象。近年来,植物补偿性生长得到了大量报道,例如干旱后复水期间的玉米和棉花补偿性生长,霜冻后牛草和多年生黑麦草的补偿性生长,以及落叶介导的毛白杨幼苗的补偿性生长[1] [2] [3] [4]。在牧草方面,补偿性生长也得到了大量的研究。例如, Ren 等人的研究发现,在欧亚草原放牧时,整个草原表现出补偿性生长。Zhu 等人发现,草食引起草本植物补偿性生长[5]。还有 Altesor 等人进行了落叶、光照和水分三因素的试验,结果表明,生长物质对落叶的反应表现为补偿性生长[6]。牧草补偿性生长有利于草地生产,因此研究牧草补偿生长具有重要的理论和现实意义。

牧草补偿性生长本质上是一种去叶后的茎叶快速再生,故其地上部分补偿性生长更加值得关注。植物根系对其生长具有至关重要的作用,因为它们在水分和无机养分的吸收中起着至关重要的作用。因为植物根系是储存有机物质以及合成脱落酸(ABA)和合成细胞分裂素的场所,这些激素会调节植物生长[7] [8]。Wang 等人(2012 和 2013 年)报告说,黑麦草根系中的有机物质在脱落后与其细胞分裂素的分泌密切相关,根系诱导的叶片细胞分裂素对其再生起着重要作用。然而,至今还未见有关根系对牧草地上部分补偿性生长影响的报道。因此,非常有必要从根系对地上部分生长的影响作为基础,并以根系诱导的细胞分裂素为着眼点来探讨牧草去叶后的地上部分的补偿性生长。

黑麦草是一种在世界各地广泛种植的牧草。以黑麦草为材料研究牧草的代偿生长具有重要意义。为了探讨根系对黑麦草地上补偿性生长的影响,本研究拟以断根为主要手段,通过测定不同处理下的中赤霉素(GA3)、脱落酸(ABA)、吲哚-3-乙酸(IAA)和玉米素核苷(ZR)含量来达到实现该目标的目的。

2. 材料与方法

2.1. 试验设计

试验在河南科技大学农学院玻璃日光温室进行,平均气温 25℃。供试草种为特高。2018 年 2 月中旬

在温室中育苗两周。到 2018 年 3 月份, 移植聚集在一起的 6 棵黑麦草到盆口直径 20 cm, 高 25 cm 的花盆中, 每个花盆中填充有 5.5 Kg 的土壤, 其有机物含量是 13.5 g/Kg, 共 100 盆。将这些新移植的黑麦草在温室中生长两周后, 选出其中生长良好的且长势一致的 24 盆以供研究。

黑麦草生长 6 个星期后, 大约到了拔节前期, 把这 24 盆中的 6 盆带回实验室, 其中的 3 盆用来测量生物量和根系伤流量, 以及叶片和伤流液中的 ABA 和 ZR 含量, 根系可溶性碳水化合物含量, 另外的 3 盆断根后测量根系的生物量。然后将剩余的黑麦草, 一部分部分用剪刀剪割去叶, 以便让其再生, 同时对这些间隔去叶的盆栽黑麦草进行断根措施。另外的一部分未去叶的黑麦草, 不进行断根和剪割去叶措施, 让其自然生长。总之, 试验共设有 3 个处理, 分别为: 1) 去叶后留茬高茬高 5 cm 且不断根(HF); 2) 去叶后留 5 cm 茬高且断根(HS); 3) 未去叶(CK)。每个处理为 6 盆, 每处理中的 3 盆为 1 组, 每盆作为 1 个重复。在去叶后再生期间的第 7 天和第 14 天, 将每处理 2 组中的 1 组带到实验室来进行生物量和植物激素含量, 以及根系可溶性碳水化合物等指标的测量。

据预研试验, 黑麦草在拔节期之前具有较好的再生能力, 这是选择在这个时期对黑麦草进行剪割去叶的主要原因。断根的方法如下: 将花盆放在一水平的桌子上, 用 25 厘米长, 2.5 厘米宽的刀子从花盆中间进行切割, 使黑麦草的根完全断为两半, 再将这两部分用胶带粘到一起。用黑色的花盆倒扣在盆栽黑麦草的花盆上, 来实现 100%的遮光。

2.2. 测量指标及方法

采用洗根的办法把黑麦草的根系与土壤分离。在 65°C 的烘箱里把黑麦草样品干燥 60 小时来测定生物量。地上部分的生物量是新生叶片和茬生物量的和。根系可溶性碳水化合物的测量采用蒽酮比色法。伤流液的收集采用重量法测定, 每次去叶后, 将 0.2 g 脱脂棉立即裹在伤口处, 套上密封塑料袋, 并用橡皮筋扎紧。12 小时后称重脱脂棉, 其增重量即为伤流液的量。用伤流液的重量除以 1 g/cm^3 即为伤流液的体积。采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定各样品的内源激素含量: 称取新鲜样品约 0.7 g, 用 5 ml 预冷的含 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ BHT 的 80%甲醇冰浴研磨, 匀浆倒入离心管, 4°C 提取 6 小时, 7000 r/min 离心 18 min, 取上清液, 过 C18 柱, 收集在离心管中。伤流液用 10 ml 的注射器推挤至离心管, 用预冷的含 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ BHT 的 80%甲醇重复洗 3 次, 每次 1 ml, 合并洗出液至离心管。将收集在离心管中的叶片和伤流液样品用氮气吹干后, 添加适当的样品稀释液后, 用酶联免疫发来测量叶片中的玉米素核苷(ZR)、赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、生长素(IAA)含量, 和伤流液中的玉米素核苷(ZR)和脱落酸(ABA)含量。伤流液中的激素量用其含量乘以体积来计算, 激素由根系向叶片中的输送速率用每小时伤流液中汇集的激素的量来表示。酶联免疫试剂盒由中国农业大学提供, 本文表中的所有数据均为平均值, 用 SAS (version 6.12)进行分析。最小显著差数法用来进行处理间的多重比较。

3. 结果与分析

3.1. 生物量

由图 1 可知, H5 和 HD5 的生物量在每次去叶后的第 7 天没有明显的差异, 表明根中的有机物质很少参与再生叶。因为黑麦草在黑暗中没有发生光合作用, 黑麦草在黑暗中只利用茎和根中储存的有机物质。与 H5 相比, 断根使 HD5 的根系变小, 但较小的根系并未引起 HD5 叶片生物量的减少。去叶后的第 7 天, H5 和 HD5 组的生物量显著高于 H2 组。因此, 与 H5 相比, 较小的茬造成 H2 中较低的再生叶生物量, 这说明新生长的叶片与储存在茬中的有机物质有关。

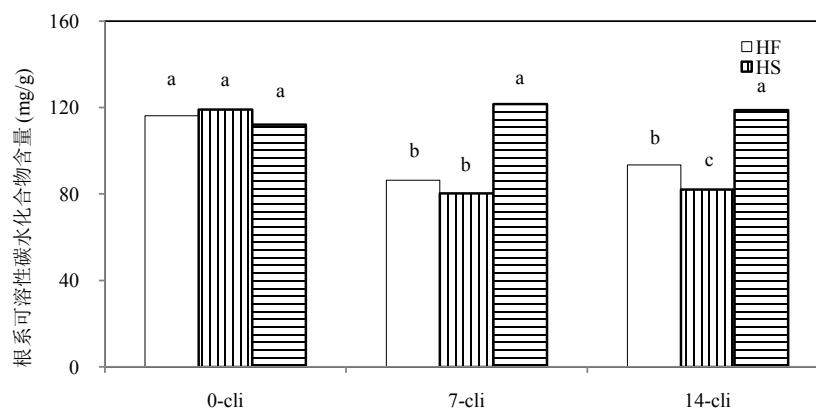
由表 1 可知, 去叶 7 天或者 14 天后, HF 处理的叶片生物量、茬的生物量均显著高于 HS 处理的叶片生物量, 这说明具与断根相比, 未断根的黑麦草具有很强的再生能力。HS 处理的根系生物量去叶 14

Table 1. Biomasses in the different treatments**表 1.** 各处理生物量

	处理		
	HF	HS	CK
	去叶前		
地上生物量(g/株)	1.53b	1.42b	2.57a
根系生物量(g/株)	1.57a	0.75b	1.56a
	去叶后 7 天		
再生叶片生物量(g/株)	2.11a	1.69b	
茬生物量(g/株)	0.78b	0.66a	
地上生物量(g/株)	2.89b	2.35c	3.39a
根系生物量(g/株)	2.21b	1.97c	2.86a
	去叶后 14 天		
再生叶片生物量(g/株)	2.64a	2.29b	
茬生物量(g/株)	1.28a	0.66b	
地上生物量(g/株)	3.93a	2.35b	4.04a
根系生物量(g/株)	3.11b	2.83c	4.49a

每行中不同的字母表示 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著。

天后比去叶前升高 120%，但 HF 处理的根系生物量并没有显著升高。去叶 7 天后，CK 地上生物量显著高于其他处理。去叶 14 天后，CK 和 HF 的地上生物量差异不显著。一般来说，当黑麦草的减少生物量在再生期得到补偿或超过时，就会发生补偿性生长。表明单次落叶和高茬的黑麦草容易发生地上补偿性生长。



注：不同小写字母表示 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著。“0-cli”、“7-cli”、“14-cli”分别表示去叶前、去叶后 7 天和去叶后 14 天。

Figure 1. Soluble carbohydrate content in the different treatments**图 1.** 各处理的根系可溶性碳水化合物含量

3.2. 碳水化合物

如图 1 所示，每次剪切后第 7 天，CK 处理根中可溶性碳水化合物含量显著高于 HF、HS 处理，表明去叶降低了根中的碳水化合物含量。在去叶后的 7 天和 14 天，根系中的可溶性碳水化合物含量 HF 处

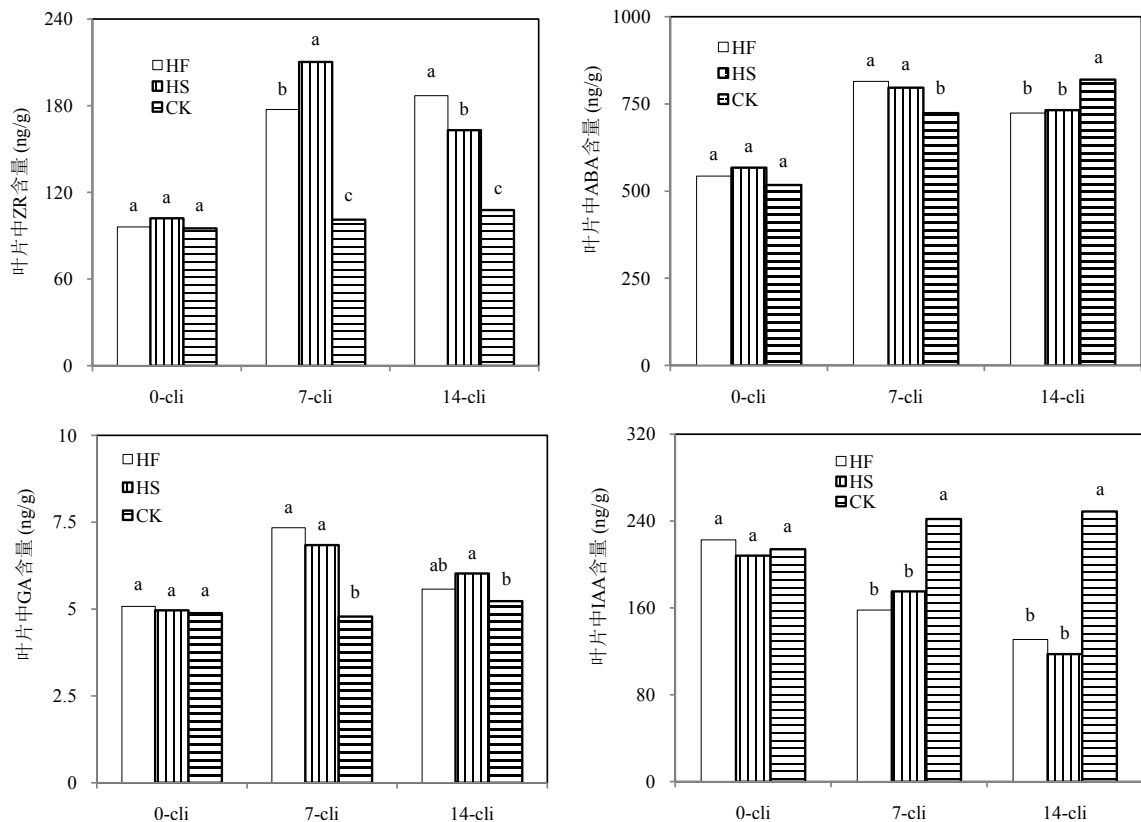
理均显著高于 HS 处理, 这说明由断根引起的根系生物量的下降会导致其较低的根系可溶性碳水化合物含量。

3.3. 生长激素

在图 2 和图 3 中, 在每次修剪后第 7 天, CK 的叶片 ZR 含量、ZR 从根到叶的传递率均显著低于其它处理($P < 0.05$)。ZR 是细胞分裂素的主要形式。因此, 去叶增加了叶片中细胞分裂素的含量, 并使其从根向叶传递。在去叶后的第 7 天, HF 处理叶片中的 ZR 含量、伤流液中 ZR 含量和 ZR 从根到叶的传递率均显著低于 HS 处理的, 而在去叶后的第 14 天, HF 处理的却显著高于和 HS 处理的。因此, 在去叶后再生的早期, 断根能提高黑麦草叶片细胞分裂素的含量和细胞分裂素从根系到叶片的传递速率, 而在去叶后再生的后期, 断根则降低了黑麦草叶片细胞分裂素的含量和细胞分裂素从根系到叶片的传递速率。去叶后的 7 天和 14 天, CK 处理叶片 IAA 含量显著高于其他处理, 而 GA 含量显著低于其他处理。断根对叶片 IAA 和 GA 含量影响不大。去叶和断根对叶片和木质部的 ABA 含量影响不大。

4. 讨论

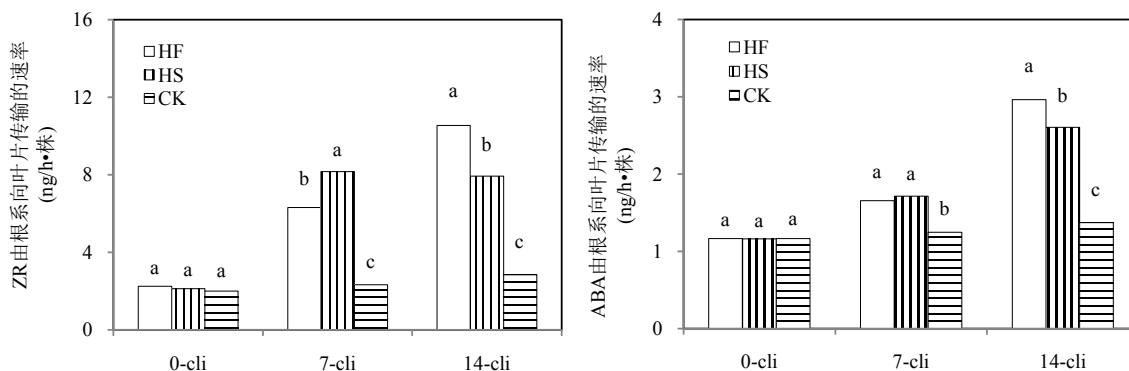
去叶黑麦草地上补偿性生长的本质问题就是去叶后的快速再生。而在去叶后的前期以及后期, 未断根黑麦草均表现出较强的再生能力, 所以黑麦草地上部分的补偿性生长更易在未断根黑麦草上发生。为了探明黑麦草地上部分补偿性再生的机制, 探明促进其快速再生的关键因素至关重要。



注: 不同小写字母表示 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著。“0-cli”、“7-cli”、“14-cli”分别表示去叶前、去叶后 7 天和去叶后 14 天。

Figure 2. Leaf zeatin riboside (ZR), abscisic acid (ABA), gibberellic acid (GA), and indole-3-acetic acid (IAA) contents in different treatments

图 2.各处理叶片玉米素核苷(ZR)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、生长素(IAA)含量



注：不同小写字母表示 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著。“0-cli”、“7-cli”、“14-cli”分别表示去叶前、去叶后7天和去叶后14天。

Figure 3. Zeatin riboside (ZR) and abscisic acid (ABA) transport rates from roots to leaves

图 3. 各处理叶片玉米素核苷(ZR)和脱落酸(ABA)由根向叶输送的速率

许多学者报道,细胞分裂素是一种重要的可以促进植物生长发育的激素[9] [10] [11]。Wang 等[12] [13] 和王佳等[14]的研究均发现,叶片中较高的细胞分裂素含量会促进黑麦草的再生。与 CK 处理相比, HF 和 HS 处理叶片中较高的细胞分裂素含量有利于它们的再生。然而本研究中,在再生的早期阶段,与 HF 处理相比 HS 处理叶片中较高的细胞分裂素含量并未促进其再生。在再生期间,HS 处理的根系生物量大幅增加,但这种现象未在 HF 处理上出现。因此,再生的早期阶段 HS 处理叶片中较高的细胞分裂素含量水平会促进其生长,进而通过光合作用制造出大量有机物质,但是有很大一部分所制造的有机物质传输到了根系,促进了其根系的生长。所以,再生早期 HS 处理叶片中较高的细胞分裂素含量促进了其根系的生长。在再生的后期,与 HS 处理相比, HF 处理叶片中具有较高的细胞分裂素含量促进了其再生。

一般来讲,植物体内细胞分裂素可经木质部伤流液从根系传输到地上部分的茎叶中[15] [16]。与 HF 处理相比,本研究的 HF 处理在再生的早期阶段具有较高的由根系向叶片输送细胞分裂素的速率,结果其叶片中的细胞分裂素含量也较高。同理,在再生的后期阶段 HF 处理具有较高的由根系向叶片输送细胞分裂素的速率,从而其叶片中的细胞分裂素含量同样较高。

一般来说,新生根系常常是产生细胞分裂素的主要部位。在再生的前期,断根破坏了黑麦草的根系,引起其根系功能的下降。为此,黑麦草通过恢复的根系,来促进其根系功能的完善,从而必然会将生长中心转向根系,结果刺激了其发出大量的新生根系,促进了其根系中的细胞分裂素较快地向叶片中运输。然而新生根系的生长又是一个消耗大量有机物质的过程,从而其叶片制造的大量有机物质被转移到了根系。在再生的后期,HS 处理根系的大量生长消耗了其根系中大量的有机物质,进而其根系的可溶性碳水化合物含量较 HF 处理低。根系细胞分裂素的合成以及向叶片的输送是一个大量能量消耗的过程,HS 处理较低的根系有机物质含量必然不利于其根系合成细胞分裂素。结果在再生的后期具有较小的向根系输送细胞分裂素的速率和较低的叶片细胞分裂素含量。可见,本研究中断根黑麦草主要通过细胞分裂素来恢复再生前期根系功能的完善,但该过程中消耗的大量能量物质引起后期根系向叶片输送细胞分裂素能力的降低。

5. 结论

在本研究中,无论在再生的前期或后期,未断根的黑麦草比断根的黑麦草均具有较强的再生能力,导致其再生叶片的生物量较低,结果未断根的黑麦草易发生地上部分补偿性生长。断根后的还会引起根系可溶性碳水化合物含量的下降,但却导致根系生物量的升高。在再生的前期,与未断根黑麦草相比,断根黑麦草具有较高的由根系向叶片输送细胞分裂素的速率和叶片的细胞分裂素含量,结果促进了其根

系的生长, 但并未促进其再生叶片的生长。在再生的后期, 未断根的黑麦草具有较高的由根系向叶片输送细胞分裂素的速率和叶片的细胞分裂素含量, 从而引起其再生叶片的快速生长。总之, 从根系对叶片影响的角度来看, 完善的根系功能和根系诱导的细胞分裂素是促进黑麦草地上部分补偿性生长的关键性因素。

基金项目

国家自然科学基金(U1304326)。

参考文献

- [1] Wang, X.L., Wang, J.J., Sun, R.H., Hou, X.G., Zhao, W., Shi, J., Zhang, Y.F., Qi, L., Li, X.L., Dong, P.H., Zhang, L.X., Xu, G.W. and Gan, H.B. (2016) Correlation of the Corn Compensatory Growth Mechanism after Post-Drought Rewatering with Cytokinin Induced by Root Nitrate Absorption. *Agricultural Water Management*, **166**, 77-85. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.12.007>
- [2] Niu, J., Zhang, S., Liu, S., Ma, H., Chen, J., Shen, Q., Ge, C.W., Zhang, X.M., Pang, C.Y. and Zhao, X.H. (2018) The Compensation Effects of Physiology and Yield in Cotton after Drought Stress. *Journal of Plant Physiology*, **224-225**, 30-48. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.03.001>
- [3] Østrem, L., Rapacz, M., Jørgensen, M. and Höglind, M. (2010) Impact of Frost and Plant Age on Compensatory Growth in Timothy and Perennial Ryegrass during Winter. *Grass and Forage Science*, **65**, 15-22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2009.00715.x>
- [4] Erbilgin, N., Galvezl, D.A., Zhang, B. and Najjar, A. (2014) Resource Availability and Repeated Defoliation Mediate Compensatory Growth in Trembling Aspen (*Populus tremuloides*) Seedlings. *PeerJ*, **2**, e491. <https://doi.org/10.7717/peerj.491>
- [5] Ren, H.Y., Taube, F.H., Stein, C.D., Zhang, Y.J., Bai, Y.F. and Hu, S.J. (2018) Grazing Weakens Temporal Stabilizing Effects of Diversity in the Eurasian Steppe. *Ecology and Evolution*, **8**, 231-241. <https://doi.org/10.1002/ece3.3669>
- [6] Altesor, A., Leoni, E., Guido, A. and Paruelo, J.M. (2017) Differential Responses of Three Grasses to Defoliation, Water and Light Availability. *Plant Ecology*, **218**, 95-104. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0669-7>
- [7] Wen, T., Dong, L.J., Wang, L., Ma, W.F., Zou, Y.J. and Li, Z.C. (2018) Changes in Root Architecture and Endogenous Hormone Levels in Two Malus Rootstocks under Alkali Stress. *Scientia Horticulturae*, **235**, 198-204. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.09.015>
- [8] Alves, L.R., Monteiro, C.C., Carvalho, R.F., Ribeiro, P.C., Tezotto, T., Azevedo, R.A. and Gratão, P.L. (2017) Cadmium Stress Related to Root-to-Shoot Communication Depends on Ethylene and Auxin in Tomato Plants. *Environmental and Experimental Botany*, **134**, 102-115. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.11.008>
- [9] Xu, Z., Wang, P.Y., Guo, Y.P., Guo, D.P., Shah, G.A., Liu, H.L. and Mao, A. (2008) Stem-Swelling and Photosynthate Partitioning in Stem Mustard Are Regulated by Photoperiod and Plant Hormones. *Environmental and Experimental Botany*, **62**, 160-167. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.001>
- [10] San-oh, Y., Sugiyama, T., Yoshita, D., Ookama, T. and Hirasaw, T. (2006) The Effect of Planting Pattern on the Rate of Photosynthesis and Related Processes during Ripening in Rice Plants. *Field Crops Research*, **96**, 113-124. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.06.002>
- [11] Madhaiyan, M., Poonguzhali, S., Sundaramb, S.P. and Sa, T. (2006) A New Insight into Foliar Applied Methanol Influencing Phylloplane Methylotrophic Dynamics and Growth Promotion of Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and Sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, **57**, 168-176. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.010>
- [12] Wang, X.L., Liu, D. and Li, Z.Q. (2012) Effects of the Coordination Mechanism between Roots and Leaves Induced by Root-Breaking and Exogenous Cytokinin Spraying on the Grazing Tolerance of Ryegrass. *Journal of Plant Research*, **125**, 407-416. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0442-x>
- [13] Wang, X.L., Wang, J. and Li, Z.Q. (2013) Correlation of Continuous Ryegrass Regrowth with Cytokinin Induced by Root Nitrate Absorption. *Journal of Plant Research*, **126**, 685-697. <https://doi.org/10.1007/s10265-013-0574-2>
- [14] 王佳, 王晓凌. 根系吸收硝态氮诱导的叶片细胞分裂素对去叶黑麦草持续再生的影响[J]. 草业科学, 2013, 30(3): 409-417.
- [15] Dodd, I.C. (2005) Root-to-Shoot Signalling: Assessing the Roles of “up” in the up and down World of Long-Distance Signalling in Planta. *Plant Soil*, **274**, 251-270. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0966-0>

-
- [16] Zaicovski, C.B.Z., Zimmerman, T., Nora, L., *et al.* (2008) Water Stress Increases Cytokinin Biosynthesis and Delays Postharvest Yellowing of Broccoli Florets. *Postharvest Biology and Technology*, **49**, 436-439.
<https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2008.02.001>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2168-5665, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: br@hanspub.org