

# 植物根系的身份识别能力、作用及影响机制

陈青青<sup>a</sup>, 李德志<sup>a,b,c\*</sup>, 负小涛<sup>a</sup>, 耿松<sup>a</sup>, 赖苏雯<sup>a</sup>, 陈惠娟<sup>a</sup>, 樊治华<sup>a</sup>,  
黄瑶瑶<sup>a</sup>, 欧阳义<sup>a</sup>

(华东师范大学, a. 生态与环境科学学院; b. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室; c. 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241)

**摘要:** 自然生境中有些植物的繁殖体传播距离有限, 这类植物更有可能与其亲缘相近的植株相邻。植物个体能否识别邻株的身份并做出相应的反应, 会对植物间的相互作用产生重要影响。亲缘选择理论预测亲缘相近的植物间可以通过亲缘识别和选择作用, 有效地削弱彼此间的干扰和竞争, 从而增加适合度。对植物通过根系进行自我/非我和亲缘识别能力、作用及其影响机制进行了综述, 同时指出了当前研究中存在的一些疑点和亟待解决的问题, 对植物身份识别研究的发展方向进行了展望。

**关键词:** 亲缘选择理论; 自我/非我识别; 亲缘识别; 根系; 植物

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.04.017

## Identity Recognition of Plant Root System, Its Function and Mechanisms

CHEN Qing-qing<sup>a</sup>, LI De-zhi<sup>a,b,c\*</sup>, YUN Xiao-tao<sup>a</sup>, GENG Song<sup>a</sup>, LAI Su-wen<sup>a</sup>, CHEN Hui-juan<sup>a</sup>,  
FAN Zhi-hua<sup>a</sup>, HUANG Yao-yao<sup>a</sup>, OUYang Yi<sup>a</sup>

(a. School of Ecological and Environmental Science; b. Key Laboratory of Urbanization and Ecological Restoration of Shanghai; c. National Field Observation and Research Station in Tiantong Forest Ecosystem of Zhejiang, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

**Abstract:** Some plants are more likely to border upon close relative plants, as the dispersal distances of their propagules are usually limited. In this condition, the ability of plant detecting and responding the identity of its neighbors efficiently and properly would play a crucial role in the course of plant interactions. Kin selection theory predicted that plants with close kinship could reduce or avoid interference and competition effectively through kin recognition and kin selection, thus increase their fitness. The ability of self/non-self recognition and kin recognition of plant roots, and their roles and possible mechanisms were reviewed. Some doubts and unsolved problems in this field were pointed out and discussed. The study direction of plant identity recognition in plant ecological research was prospected.

**Key words:** Kin selection theory; Self/non-self recognition; Kin recognition; Root; Plant

植物可能只是被动或消极的有机体, 一般仅对其所能接触到的资源作出响应, 当然植物也可以传输、接受和响应那些影响植物间相互作用的非资源信号<sup>[1]</sup>。植物是否能够感知和传递邻体植物的某些信息? 这对于生物学家而言, 目前还是知之不多、

而且在很多方面尚无定论。

动物能够识别其他个体的身份, 这已是不争的事实。动物中的身份识别系统包括了自我/非我识别<sup>[2]</sup>和亲缘识别<sup>[3]</sup>。研究表明植物也可能和动物一样具有识别邻株身份的能力。Dudley 等<sup>[4]</sup>首次报

收稿日期: 2014-12-15

接受日期: 2015-03-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170387, 31370435)资助

作者简介: 陈青青(1987~), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态方面的研究。E-mail: chqq365@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: dzli@des.ecnu.edu.cn

道一年生植物 *Cakile edentula* 可能通过根系的相互作用识别亲缘邻株, 与邻株间亲缘关系较为密切的情况(即邻株植物均由同一母株的种子培育而成)明显不同的是, 当邻株是陌生植株(它们是由同种但不同母株的种子培育而成)时, 该植物会分配更多的生物量给细根, 用于摄取更多的土壤养分。由此推断, 基因上相近的相邻植株间可能通过彼此合作而减少相互间的竞争。

该报道一经刊出, 旋即引发了生物学家们的广泛讨论及对植物身份识别能力的进一步研究。de Kroon<sup>[5]</sup>认为 Dudley 的研究是鲜有的几个仅由竞争根系基因型决定根系行为的例子之一。植物没有大脑, 却可以识别身份, 这本身就是一个令人称奇的能力, 且植物能够通过身份识别能力, 减弱自身及与亲缘植株间的竞争, 从而将更多的生物量分配给繁殖体, 增加适合度。植物如果真的具有身份识别能力, 这将大大改变人们对植物种内相互作用甚至植物进化的相关认识。然而当前该领域的研究尚处于起步阶段, 诸多问题有待深入研究。尤其在国内外, 迄今为止几无相关报道。本文在阅读大量相关文献的基础上, 对植物身份识别的能力、作用和影响机制进行简要综述, 以期引起国内学者对这一研究的兴趣和重视。

## 1 植物中的身份识别

### 1.1 植物自我/非我识别能力

与植物的亲缘识别行为相比, 植物的自我/非我识别能力较早受到生物学家的关注和研究。由于自交不亲和而导致的植物不能自交或自我授粉就是自我/非我识别的一个很好例证<sup>[6]</sup>。有研究表明, *Ambrosia dumosa* 根的生长会被不同种的植株或同种的克隆分株的根所抑制, 但当其遇到自己的根时, 却没有出现这一现象<sup>[7]</sup>。Falik 等<sup>[8]</sup>对豌豆 (*Pisum sativum*) 进行分根实验(在根的纵向上分成对等的两部分)时, 与根系未经分离处理的完整植株相比, 将不同植株两个相对应的根甚至同一植株分离的两部分根种在一起时会产生更多的根生物量。O'Brien 等的大豆 (*Glycine max*) 分根实验也有类似的结果: 与同一大豆植株的根生长在一起的情况相比, 当两个大豆植株的根生长在一起时, 植株能够长出更多的根, 且在总生物量相当的情况下, 繁殖生物量减少了<sup>[9-10]</sup>。上述例证均表明, 植物在

根系相互作用过程中, 能够识别自我或非我, 从而避免或减弱植株间的相互竞争。植物自我/非我的识别能力在克隆植物中也有报道, 例如, 沙滩草莓 (*Fragaria chiloensis*) 生理上相连的克隆分株间表现出根系分离<sup>[11]</sup>, 以减少彼此间的干扰或者对资源的竞争。除了植物的根以外, 有些植物的地上部分也具有识别自我/非我的能力。Karban 等<sup>[12]</sup>认为, 当三齿蒿 (*Artemisia tridentata*) 植株的未受伤部分接收到自身其他受伤部位产生的化学信号时, 会比其接收来自同种其他植株受伤后产生的化学信号时反应更加灵敏, 植物受到进一步伤害的程度也更低。

尽管植物具有的自我/非我识别能力在一些植物中得到了证实, 但是植物是否真的具有自我/非我识别的能力仍受到一些质疑。Semchenko 等<sup>[13]</sup>报道, 不论欧活血丹 (*Glechoma hederacea*) 植株的邻株是不同植物的克隆分株, 还是同一基因型植株被分离的分株, 甚至是同一基因型植株在生理上相互连接的分株, 欧活血丹植株均表现为避免与邻体植株相接触。有研究表明, 植株的表现与其是否存在竞争者无关<sup>[14-15]</sup>, Semchenko 等<sup>[14]</sup>认为, 在植株生长受限的隔离或小的空间里, 植物的生长可能会受到自身分泌的某些化学物质所抑制, 从而影响了植物自身的生长表现; Markham 等<sup>[15]</sup>则认为, 空间抑制植株生长的主要原因是养分受限。当生境内养分增加时, 植株的表现可以得到改善。Hess 等<sup>[16]</sup>质疑有关植物具有自我/非我识别能力的报道, 认为 O'Brien 等的分根研究结果实际上可以用植株生长微生境差异(空间体积和营养的可利用水平)来解释。但同时, Hess 等<sup>[16]</sup>也承认在避免了植株生长微生境体积和营养水平的混合效应情况下, 一些植株仍表现出对邻体植株根系的识别倾向并作出了相应的响应。Cahill 等<sup>[17]</sup>报道, 当苘麻 (*Abutilon theophrasti*) 植株没有邻体植株时, 在资源分布不同的土壤中, 植株根系分布没有差异, 这表明仅资源分布一项不能改变植物根系的分布; 而当苘麻植株有邻体植株存在时, 植株在不同资源分布情况下都表现出不同的根系分布特征, 这表明苘麻植株能整合生境内的资源分布格局和邻体植株的综合信息来决定根系的分布。

### 1.2 植物的亲缘识别能力

继植物的自我/非我识别能力被揭示之后, 生物学家又报道植物还可以识别亲缘<sup>[4, 18-20]</sup>。亲缘识

别是亲缘选择的前提和条件。亲缘选择理论最早由 Hamilton 提出,认为基因上相似度高的个体间可以通过相互合作减少用于竞争的资源消耗,从而将更多的资源投资于繁殖并增加适合度,植物对于能够竞争和抢夺资源的器官生物量投资可能服从于亲缘选择理论<sup>[21-22]</sup>。Dudley 等<sup>[4]</sup>认为 Hamilton 法则也可以用来解释竞争。当亲缘之间竞争减少时,个体可以通过减少用于竞争的资源消耗而增加直接的适合度。同时,通过不减少邻居个体的适合度而增加间接的适合度<sup>[23]</sup>。

Murphy 等<sup>[19]</sup>报道, *Impatiens pallida* 可以同时响应来自地上和地下的竞争信号,且对地上部分竞争信号的响应依赖于地下部分竞争信号的存在,并且从性状的角度论证了该种植株具有对陌生的邻株增加竞争而对亲缘邻株减少干扰的能力。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、*Cakile edentula* 和 *Ipomoea hederacea* 等植物也具有亲缘识别能力<sup>[4,18,20,24]</sup>。

然而,植物是否具有亲缘识别能力同样受到了诸多质疑。Milla 等<sup>[25]</sup>报道,当狭叶羽扇豆 (*Lupinus angustifolius*) 和亲缘植株及来自同一种群的不同基因型植株种在一起时,均表现出较低的个体适合度,且在群体水平上,开花数和营养生长生物量均减少。另外,这些检验植物亲缘识别能力的实验可能也存在有不对称竞争和植株大小不一致性的混合效应<sup>[26-27]</sup>。在以陌生株为邻的种植组中,可能由于某一种基因型植株的竞争能力大于其他基因型,或者由于较大的基因型差异导致植株间个体大小出现较大差异,都有可能造成以陌生株为邻的植株的根系分配不同于以亲缘株为邻时的根系分配。但 Bhatt 等<sup>[18]</sup>通过两两相互配对的方式来选择邻株,再一次验证了 *Cakile edentula* 存在亲缘识别能力。这种方法有效地避免了不对称竞争的干扰。结果表明,当 *Cakile edentula* 植株与亲缘植株为邻时产生更少的根,而与陌生植株为邻时则相反。而且,这一结果不是由基因决定的竞争差异或植株大小不一致性造成的。

## 2 植物身份识别能力的可能机制

植物的自我/非我识别和亲缘识别可能是两个不同的过程。Biedrzycki 等<sup>[20]</sup>报道当液态培养基中存在分泌物抑制剂时,拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的亲缘识别能力被阻止,而自我/非我识

别能力没有受到影响。Falik 等<sup>[8]</sup>的分根实验也表明豌豆将人为纵向分开的两部分根当做陌生者。另外,植物的自我/非我识别和亲缘识别二者可能在识别和响应的机制上有所不同<sup>[28]</sup>。

迄今为止,对于植物身份识别机制的认识还存在很大的不确定性和不一致性。植物的自我/非我识别机制可能主要包括化学信号、共振假说、内部一致性、外部识别等,而亲缘识别机制可能主要是根系分泌物<sup>[29]</sup>。在化学信号传输过程中,共生菌根网络是一个可能的途径<sup>[29]</sup>。File 等<sup>[30]</sup>提出植物可以通过对根瘤菌的投资使它的亲缘受益,且亲缘识别也可以加强和维持根瘤菌的共生。可见,共生菌根网络的作用在过去可能被低估了。

## 3 面临的挑战

### 3.1 测度指标

File 等<sup>[30]</sup>认为,植物亲缘识别的研究是表型可塑性研究的外延。植物响应其他植物的表型可塑性不仅服从自然选择,也服从于亲缘选择<sup>[21-22]</sup>。一些可以响应其他植物存在而表现出表型可塑性的性状,也可能是影响邻居适合度的竞争性状,因此也更有可能是识别亲缘的性状<sup>[19]</sup>。这些性状包括根、茎、叶生物量的变化、分枝数目、植物高度及茎长度等<sup>[19]</sup>。File 等<sup>[30]</sup>指出基于适合度衡量的指标受到竞争能力和频率依赖性选择的影响,因此可能存在根本的局限性。另外,只根据根生物量一项指标下结论,似乎也缺少说服力。根的空间分布对其觅养行为可能具有更大的影响。因此,在开展更多研究以前,研究者们应该衡量个体和邻株的性状是如何影响适合度的<sup>[30]</sup>。在讨论适合度时,也应该综合考虑植物的生态型、生活史特征。

### 3.2 有关作用机制

目前在植物身份识别研究领域,仅植物自交不亲和性的机制得到了较全面的认识<sup>[30]</sup>。植物具有身份识别能力的机制可能和根系化学分泌物有关。*Centaurea stoebe* 可以响应不同的邻株,采用不同的防御策略,与同种植株种在一起比与不同种植株种在一起时,植株会产生更多的与防御相关的次级代谢产物。然而,植物的分泌物种类非常之多,具体又是哪些在起作用? Givnish<sup>[31]</sup>指出,当只有一种类型的邻株占主导时,植物对邻株采用一种固定的

策略将会更有利。但植物在某一个生长发育阶段或整个生活史过程中,可能面临多种邻株,植物亲缘识别又是如何起作用?植物的自我/非我识别和亲缘识别能力是否是两个不同的过程?Chen等<sup>[29]</sup>认为,植物的自我/非我识别和亲缘识别可能同时起作用。由于相关研究实例较少,仅凭少量的研究实例和推想仍不足以下定论。

### 3.3 植物的身份识别与环境条件

Pakkasmaa等<sup>[32]</sup>提出一般生物的亲缘选择效应对与性状相关的适合度的影响程度受到环境条件的调节。目前,关于环境因子对植物的自我/非我识别以及亲缘识别的影响方面的研究还很少。Lepik等<sup>[33]</sup>以两个种植密度来验证8种来自同一块草地的随机自然发生的草地植物是否存在亲缘识别能力,结果仅白车轴草(*Trifolium repens*)表现出亲缘识别能力:当密度增加时,和亲缘植株种在一起的白车轴草的竞争器官生物量分配减少,而繁殖生物量分配显著增加。而狭叶羽扇豆在不同种植间距下,个体和群体的适合度都没有任何变化<sup>[25]</sup>。Hess等<sup>[16]</sup>认为生境中养分有效性影响着植物生长,从性状上必然也会影响植物的自我/非我和亲缘识别能力。然而,这方面的研究迄今为止还不多,现有一些证明植物具有身份识别能力的研究<sup>[8-10,18-19]</sup>大都是在土壤营养物质供给充足的条件下开展的。那么,当土壤中营养物质受限时,植物是否具有自我/非我和亲缘识别能力?植物识别邻株身份的能力得以表现是否有一个环境阈值?超出这个阈值,植物是否就难以表现出自我/非我和亲缘识别能力?当资源过于贫乏时,植物对资源的竞争就会过度激烈,这时植物表现亲缘识别行为的代价可能会超过其所获实际利益。而当资源足够充裕时,即使在陌生个体之间,也不需要为资源而发生激烈争抢,若植物仍表现出自我/非我识别和亲缘识别,那么可能是一种资源的浪费。因此,植物的身份识别能力与环境条件之间或许存在一定的协调关系,对此,似有必要深入研究。

## 4 展望

尽管已有的研究在实验设计方面可能存在一些争议,但越来越多的研究已经有力地证明了某些植物能够识别自我/非我和亲缘。当然,从现有结

果的丰富度和实证力度来看,还显不足,还需加大研究力度,开展更多有新意、有创见的实证研究,从而把这一研究引向深入、获得定论。从目前的实验结果来看,植物身份识别主要是通过根系的相互作用实现的,但也有少量的研究表明,植物的地上部分也能够感知邻株的身份。今后的研究应更多地关注植物地上与地下部分在植物身份识别过程中的不同作用,并更多地关注其可能的机制。同时,在今后有关植物地下部分研究中,应有更多科学的方法来区分不同植株的根系,收集植株的细根,以及展现根系的分布,以期更加全面地了解不同邻株地下部分相互作用的格局。环境因子对植物身份识别能力的影响以及在自然条件下植物身份识别是否表达、如何表达也是亟待开展的研究方向。当前有关植物身份识别方面的研究主要是以一年生的野生草本植物为对象的,这种身份识别能力在植物界(特别是在入侵植物和农作物)是否普遍存在?我们猜想,植物身份识别能力在入侵植物的入侵过程以及农作物生长和产量过程中可能扮演一定的角色。总之,在这一领域内亟需开展的工作很多,无论从国外还是国内来看,这一领域的研究还方兴未艾。

### 参考文献

- [1] Aphalo P J, Ballare C L. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions [J]. *Funct Ecol*, 1995, 9(1): 5-14.
- [2] Boehm T. Quality control in self/nonself discrimination [J]. *Cell*, 2006, 125(5): 845-858.
- [3] Waldman B. The ecology of kin recognition [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1988, 19: 543-571.
- [4] Dudley S A, File A L. Kin recognition in an annual plant [J]. *Biol Lett*, 2007, 3(4): 435-438.
- [5] de Kroon H. How do roots interact? [J]. *Science*, 2007, 318(5856): 1562-1563.
- [6] Nasrallah J B. Recognition and rejection of self in plant reproduction [J]. *Science*, 2002, 296(5566): 305-308.
- [7] Mahall B E, Callaway R M. Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae) [J]. *Amer J Bot*, 1996, 83(1): 93-98.
- [8] Falik O, Reides P, Gersani M, et al. Self/non-self discrimination in roots [J]. *J Ecol*, 2003, 91(4): 525-531.
- [9] Gersani M, Brown J S, O'Brien E E, et al. Tragedy of the commons as a result of root competition [J]. *J Ecol*, 2001, 89(4): 660-669.

- [10] 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 Phytol*, 2005, 168(2): 401–412.
- [11] Holzapfel C, Alpert P. Root cooperation in a clonal plant: Connected strawberries segregate roots [J]. *Oecologia*, 2003, 134(1): 72–77.
- [12] Karban R, Shiojiri K. Self-recognition affects plant communication and defense [J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(6): 502–506.
- [13] Semchenko M, John E A, Hutchings M J. Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species [J]. *New Phytol*, 2007, 176(3): 644–654.
- [14] 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]. *J Ecol*, 2007, 95(2): 252–260.
- [15] Markham J, Halwas S. Effect of neighbour presence and soil volume on the growth of *Andropogon gerardii* Vitman [J]. *Plant Ecol Diver*, 2011, 4(2/3): 265–268.
- [16] Hess L, de Kroon H. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination [J]. *J Ecol*, 2007, 95(2): 241–251.
- [17] Jr. Cahill J F, McNickle G G, Haag J J, et al. Plants integrate information about nutrients and neighbors [J]. *Science*, 2010, 328(5986): 1657.
- [18] Bhatt M V, Khandelwal A, Dudley S A. Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs [J]. *New Phytol*, 2011, 189(4): 1135–1142.
- [19] Murphy G P, Dudley S A. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2009, 96(11): 1990–1996.
- [20] Biedrzycki M L, Jilany T A, Dudley S A, et al. Root exudates mediate kin recognition in plants [J]. *Commun Integr Biol*, 2010, 3(1): 28–35.
- [21] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour I [J]. *J Theor Biol*, 1964, 7(1): 1–16.
- [22] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour II [J]. *J Theor Biol*, 1964, 7(1): 17–52.
- [23] Axelrod R, Hamilton W D. The evolution of cooperation [J]. *Science*, 1981, 211(4489): 1390–1396.
- [24] Biernaskie J M. Evidence for competition and cooperation among climbing plants [J]. *Proc Biol Sci*, 2011, 278(1714): 1989–1996.
- [25] Milla R, Forero D M, Escudero A, et al. Growing with siblings: A common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? [J]. *Proc Biol Sci*, 2009, 276(1667): 2531–2540.
- [26] Masclaux F, Hammond R L, Meunier J L, et al. Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions [J]. *New Phytol*, 2010, 185(1): 322–331.
- [27] Klemens J A. Kin recognition in plants? [J]. *Biol Lett*, 2008, 4(1): 67–68.
- [28] Callaway R M, Mahall B E. Plant ecology: Family roots [J]. *Nature*, 2007, 448(7150): 145–147.
- [29] Chen B J W, Dearing H J, Anten N P R. Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants [J]. *Plant Sci*, 2012, 195: 157–167.
- [30] File A L, Murphy G P, Dudley S A. Fitness consequences of plants growing with siblings: Reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability [J]. *Proc Biol Sci*, 2012, 279(1727): 209–218.
- [31] Givnish T J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants [J]. *Evol Ecol*, 2002, 16(3): 213–242.
- [32] Pakkasmaa S, Laurila A. Are the effects of kinship modified by environmental conditions in *Rana temporaria* tadpoles? [J]. *Ann Zool Fenn*, 2004, 41(2): 413–420.
- [33] Lepik A, Abakumova M, Zobel K, et al. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants [J]. *Funct Ecol*, 2012, 26(5): 1214–1220.