断根对冬小麦竞争能力与产量的影响

王振宇^{1 2} 吕金印¹ 李凤民^{1 2*} 徐炳成^{1 2}

(1 西北农林科技大学中国科学院水利部水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨凌 712100)
(2 兰州大学干旱与草地农业生态教育部重点实验室,兰州 730000)

摘 要 采用简化的 deWit 替代系列法研究了盆栽冬小麦‘长武 135’ (*Triticum aestivum* cv. Changwu 135) 在拔节初期断根对冬小麦根冠关系、竞争能力及其与产量性状的关系。无论干旱或湿润,单栽条件下断根降低了小麦的根冠比,在混栽条件下,断根小麦的相对穗重和相对地上部生物量均显著低于未断根小麦,说明断根降低了小麦的竞争能力。根冠比越大竞争能力越强,即作物的竞争能力与根冠比存在正相关关系。单栽湿润条件,断根降低了小麦的穗重和籽粒产量,而在中等干旱条件下,断根小麦穗重和籽粒产量高于未断根小麦。说明在水资源充分的条件下,较高的作物个体竞争能力则具有较高的生产能力,而在水资源有限的情况下,降低作物个体竞争能力反而提高了群体籽粒产量。

关键词 断根 竞争能力 产量 干旱 冬小麦

EFFECT OF ROOT EXCISION ON COMPETITIVE ABILITY AND YIELD OF WINTER WHEAT

WANG Zhen-Yu^{1 2}, LÜ Jin-Yin¹, LI Feng-Min^{1 2*}, and XU Bing-Cheng^{1 2}

¹Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Ministry of Water Resource, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China, and ²Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract Aims Decreasing root biomass might be an effective way to increase crop production under drought stress. A winter wheat with root excision was chosen to determine whether 1) root biomass or R/S (root/shoot ratio) is reduced by root excision, 2) competitive ability is reduced by root excision and its link with R/S and 3) competitive ability influences crop production.

Methods The effects of root excision on root-to-shoot relations, competition ability and yield characters of winter wheat (*Triticum aestivum* cv Changwu135) were investigated using a deWit replacement series in a pot study. Root excision was conducted from tillering to jointing. Two culture methods (mono and mixed) were compared. The effect of drought was estimated from two groups of plants, one group maintained at 75% soil FWC and a second at about 50%, after root excision. Soil water was controlled by weight daily. At grain maturity, plants for each pot were harvested, divided into shoot and root, dried and weighed.

Important findings The R/S was significantly reduced after root excision in monocultures irrespective of water condition. Furthermore, spike weight and aerial biomass of wheat after root excision were reduced in mixed cultures, indicating that the competitive ability of wheat was reduced after root excision. There was positive correlation between competitive ability and R/S in crop varieties, i. e., the crop with the higher R/S had higher competitive ability. In monocultures, spike weight and yield of wheat after root excision were reduced with a complete water supply. However, the spike weight and yield of wheat were higher after root excision than without excision under drought conditions. This study indicated that the crop with higher competitive ability has a higher production capability with a complete water supply and that the crop could obtain higher yield with the reduction in individual competitive ability under limited water.

Key words root excision, competitive ability, yield, drought, winter wheat

根据达尔文的竞争选择理论,自然选择的核心是提高,但个体适合性增强必然导致群体适合性下降。为生存竞争,其结果导致个体适合性(即竞争能力)而作物生产是一个种群过程(赵松岭等,1997),目标

是获得经济产量。人工种群的选择方向与自然选择的方向有着显著的不同(Donald, 1981)。一般认为,根系越发达的作物所获得的水分越多,因而产量就越高,在缺水环境下通常表现为具有很高的根冠比,这是长期自然选择的结果,而人工选择的方向是向着群体优势的方向发展,其目标是提高繁殖输出,而繁殖输出的提高必然导致个体适应性的下降,亦即作物群体内个体具有较低的竞争能力。

小麦(*Triticum aestivum*)是主要粮食作物,而在半干旱的旱作农业区,水资源贫乏成为限制小麦高产的主要因子,植物个体间竞争最强烈的环境资源是土壤水分,而根系是竞争水分最主要的器官。有研究认为,抗旱品种应该具有庞大的根系,并以根系的大小作为小麦品种抗旱性强弱的指标(Hurd, 1974; 吴兆苏, 1990)。然而,根据生活史进化对策理论中的权衡思想,光合产物向某一功能分配的增加必然导致向其它功能分配的减少,也就是说个体竞争能力的提高极有可能导致向繁殖分配的减少,这对提高群体产量显然是不利的(Zhang & Wang, 1994)。因而,群体内个体竞争的加剧往往将更多的光合产物用于营养生长,例如较大的根系(对水和养分的竞争)和大量的无效分蘖,从而造成“生长冗余”,降低繁殖输出(Zhang *et al.*, 1999; Donald, 1968, 1981)。

近年来,通过调控作物根系提高作物产量和抗旱性已有一定报道(郭安红等, 1999; 刘洪升和李凤民, 2003)。Passioura(1983)指出,在作物群体产量成为人工选择的目标时,要使作物充分利用到土壤深层所贮存的可利用水,根系就不能太大,特别对那些在土壤深层尚保留许多可利用水的作物来说,浅层根量的减少是有益的。田间试验表明,较大的根系具有较强的个体竞争能力,但单产较低,而小根系则具有较高的产量和较弱的竞争能力(张荣和张大勇, 2000; 张荣等, 1999)。

本文通过断根模拟小根系,通过生态替代实验,研究不同根系大小对小麦根冠关系、竞争能力及其与产量性状的关系。

1 材料和方法

1.1 试验材料

盆栽试验在中国科学院水土保持研究所防雨棚内进行,供试品种为冬小麦‘长武 135’ (*Triticum aestivum* cv. Changwu 135)。供试土壤为耕层缕土,田间最大持水量为 28.1%。土壤全氮为 $0.62 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,

全磷 $1.45 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,有机质 $1.47 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效氮 $54.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $8.9 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。所用盆直径 28 cm,高 30 cm。将土壤风干碾碎并过筛,每盆装土 10.0 kg,播种前每盆施尿素 3.6 g,施磷肥 16.0 g,硫酸钾 2.1 g,一次性均匀拌入盆土中。于 2004 年 10 月 15 日播种,每盆播 32 粒,10 月 22 日出苗,三叶期定苗,每盆定 16 株,每处理重复 5 次,完全随机排列。手工清除杂草。

1.2 试验设计

于 2005 年春季返青到拔节期进行断根处理,分两种播种处理。单播:去掉次生根(A),不去根(B)混播:50% 植株去掉次生根(Hc),另 50% 植株不去根(Hn)。断根用特制弧形带刻度单面刀进行,垂直切下,深度 10 cm。先期进行预备实验,选取 3 盆,伤根后破坏性采样,把切除根及剩余根分别捞出、洗净、烘干、称重,测得断根处理距主茎 1 cm 处切除根占总根重的 46.4%。

断根后保持两种水分处理:1)高水分处理(占田间持水量的 75%,为充分供水, W);2)低水分处理(占田间持水量的 50%,为中等干旱, D)。每处理重复 3 次,采用称重法控制土壤水分含量。

于花期及成熟期将植株地上部分分别剪去装袋,根土部分用 400 目尼龙网过滤冲洗,洗去泥土后移入玻璃器皿再用清水漂洗,仔细除去草根杂物。植株地上部和洗净的根系在恒温 85°C 下烘干 24 h 称重。收获后测定小麦的生物量、经济产量、千粒重、分蘖数及穗数等(均为烘干重)。

将两种水分条件的单、混播处理作为一个简化的 deWit 替代系列,计算其相对产量(RY)及相对总产量(RYT)。 RY 表示任一品种在混播时的产量与单播时的产量之间的关系(Meekins & McCarthy, 1999)。

$$RY_{ij} = Y_{ij} / (PY_i)$$

RY_{ij} 为品种 i 与 j 混播时 i 的相对产量, Y_{ij} 为品种 i 混播时的产量, Y_i 为品种 i 单播时的产量, P 为品种 i 在混播时的播种比例。 RYT 表示混播群体总产量与两品种单播时产量加权平均值的比, $RYT = pRY_{ij} + qRY_{ji}$, 其中, RYT 为品种 i 与 j 混播时相对总产量。

各参数均按 3 次重复进行方差分析或 t 检验,数据处理均使用 SAS 统计软件。

2 结果与分析

2.1 断根对单、混播条件下籽粒产量的影响

在单播湿润条件下,未断根处理小麦的籽粒产量显著高于断根处理($p = 0.002$);在单播干旱条件下,断根处理小麦籽粒产量高于未断根处理小麦($p = 0.049$)。但在混播条件下,无论是干旱还是湿润处理,断根的小麦产量均显著低于不断根处理($p < 0.01$,表1)。

2.2 断根在混播条件下的相对产量

混栽中,不论湿润还是干旱,未断根部分的相对产量均高于断根处理,说明未断根处理小麦在混栽时较断根处理小麦具有更强的占有和利用共同资源的能力,而断根则降低了小麦的竞争能力。在湿润条件下,两种不同根系处理相对总产量均小于1,而在干旱条件下,未断根处理小麦相对总产量大于1,断根处理小麦相对总产量与湿润条件下保持一致,并小于1。干旱条件下相对总产量显著高于湿润处理,前者大于1,而后者小于1(表2)。

表 1 两根系处理在单、混播条件下的籽粒产量
Table 1 Grain yield in monoculture and mixture of two root treatment

处理 Treatment	籽粒产量 Yield (g·m ⁻²)	
	W	D
A	464.5 ± 4.6 ^b	421.9 ± 5.7 ^a
B	575.0 ± 7.6 ^a	390.7 ± 10.1 ^b
Hc	223.5 ± 4.6 ^d	203.9 ± 5.8 ^d
Hn	284.4 ± 7.5 ^c	307.0 ± 2.4 ^c

每列中标有相同字母的数据差异不显著($p > 0.05$) Means followed by a common letter within column are not significantly different ($p > 0.05$) W:高水分处理 Wet treatment D:低水分处理 Dry treatment
A:断根处理 Root excision treatment B:未断根处理 Non-excision treatment Hc:混播处理每盆 50% 植株去掉次生根 50% of plant per pot with root excision treatment Hn:混播处理每盆 50% 植株未去掉次生根处理 50% plant per pot without root excision treatment

表 2 断根处理(A)和未断根处理(B)在混播条件下的相对产量
Table 2 Relative yield of root excision(A) and non-excision(B) in mixture

W		D		RYT	
A	B	A	B	A	B
0.96 ^d	0.99 ^c	0.96 ^d	1.58 ^a	0.98 ^c	1.26 ^b

每行中标有相同字母的数据差异不显著($p > 0.05$) Means followed by a common letter within row are not significantly different ($p > 0.05$)
W, D 见表 1 See Table 1 RYT:相对总产量 Relative total yield

2.3 株高、生物量及根冠比

单播方式下,不论湿润或干旱处理,断根处理小麦株高和地上部生物量均降低,而且断根降低了小麦的根量,根冠比显著降低(表3)。单播湿润处理下断根小麦穗重降低,但单播干旱处理,断根小麦穗重显著高于未断根小麦。混播方式下,断根处理小麦株高与未断根处理小麦无显著差异,但穗重和地

上部生物量均低于未断根处理。
2.4 断根对单、混播条件下产量构成因素的影响
单播条件下,无论湿润或干旱,未断根处理小麦穗数均显著高于断根处理(表4)。混播时,未断根小麦穗数同样具有明显的优势,未断根处理小麦在湿润处理下穗数为断根处理小麦的1.34倍,而在干旱处理下为1.28倍。

单播湿润条件下,未断根小麦与断根小麦穗粒数无显著差异,而在低水分处理下,未断根小麦穗粒数高于断根小麦。混播条件下,不论干旱还是湿润处理,未断根小麦穗粒数与断根处理小麦无显著差异。

单播湿润条件下,未断根处理小麦千粒重高于断根处理,而在干旱处理下则显著低于断根处理小麦。在混播条件下,无论干旱还是湿润,断根与否千粒重无显著差异。

断根处理小麦在单播湿润和干旱条件下,穗粒重均显著高于未断根处理。在混播且湿润处理中,断根与否穗粒重无显著差异,而在干旱处理中,未断根处理小麦穗粒重显著高于断根处理。

2.5 分蘖数与收获指数

单播条件下,无论湿润或干旱,断根小麦分蘖数均显著少于未断根小麦,而前者的收获指数显著高于后者(表5)。混播条件下,无论湿润或干旱,未断根小麦分蘖数和收获指数均高于断根小麦,而且未断根小麦分蘖数和收获指数高于单播处理,断根小麦分蘖数和收获指数均降低。

3 讨 论

本文通过断根模拟小根系,利用生态替代法研究了断根对小麦根冠关系及竞争能力的影响。单播湿润条件下,良好的水分条件保障了较高的生物量积累,而断根则降低了小麦的生物量积累和籽粒产量形成,但在中等干旱条件下,断根小麦产量高于未断根处理。混播条件下,未断根处理小麦产量远远高于断根小麦产量,说明断根降低了小麦的个体竞争优势,而在单栽情况下提高了群体的产量优势。胡延吉(2003)认为,在保证一定穗数的基础上,选择穗粒数较多的类型不仅是提高产量潜力的需要,同时也是提高品种竞争力的重要因素。本研究表明,单播高水分条件下断根处理小麦穗数和千粒重降低,但穗粒数无显著差异,而在低水分条件下未断根小麦穗粒数高于断根小麦,说明未断根小麦对水分的个体竞争力高于断根处理小麦,亦即断根降低了

表 3 株高、穗重、地上部生物量、根重和根冠比
Table 3 Height , spike weight , aerial biomass , root weight and root/shoot ratio

处理 Treatment		株高 Height (cm)	穗重 Spike weight (g·m ⁻²)	地上部生物量 Aerial biomass (g·m ⁻²)	根重 Root weight (g·m ⁻²)	根冠比 Root/shoot ratio (%)
W	A	79.1 ^b	634.9 ^c	1 223.0 ^d	156.1 ^c	12 ^d
	B	83.2 ^a	798.6 ^a	1 535.4 ^b	227.1 ^c	14 ^c
D	A	73.6 ^{cd}	606.4 ^d	1 107.6 ^f	181.1 ^d	17 ^b
	B	74.4 ^c	556.9 ^e	1 165.0 ^e	244.7 ^b	21 ^a
W	Hc	78.3 ^b	569.8 ^c	1 184.6 ^c	280.3 ^a	20 ^a
	Hn	78.7 ^b	787.0 ^a	1 434.4 ^c		
D	Hc	71.2 ^e	552.4 ^e	1 098.8 ^f	221.6 ^c	18 ^b
	Hn	72.0 ^e	750.2 ^b	1 570.4 ^a		

W , D , A , B , Hc , Hn 见表 1 See Table 1

表 4 两根系处理在单、混播条件下的产量构成因素
Table 4 Yield characteristics in monoculture and mixture of two root treatment

处理 Treatment		穗数 Spike number (m ⁻²)		穗粒数 Kernels per spike (m ⁻²)		千粒重 1 000 kernel weight (g)		穗粒重 Kernel weight per spike (g)	
		A	B	A	B	A	B	A	B
W	单播 Monocultures	40.4 ^b	54.2 ^b	38.2 ^a	38.7 ^b	36.8 ^b	39.0 ^a	1.031 ^a	0.801 ^d
	混播 Mixture	44.9 ^b	60.2 ^a	37.1 ^b	38.2 ^c	36.4 ^b	38.7 ^a	0.976 ^b	0.943 ^c
D	单播 Monocultures	37.5 ^c	43.0 ^c	35.7 ^c	39.6 ^a	41.0 ^a	37.6 ^b	1.033 ^a	1.002 ^b
	混播 Mixture	35.6 ^c	45.5 ^c	36.4 ^c	37.8 ^c	38.7 ^b	36.2 ^b	1.041 ^a	1.123 ^a

W , D , A , B 见表 1 See Table 1

表 5 两根系处理在单、混播条件下的分蘖数和收获指数
Table 5 Average tiller in monoculture and mixture of two root treatment

处理 Treatment		分蘖数 Tiller number		收获指数 Harvesting index	
		A	B	A	B
W	单播 Monocultures	2.58 ^a	2.71 ^b	0.41 ^a	0.37 ^b
	混播 Mixture	2.16 ^b	3.11 ^a	0.38 ^b	0.40 ^a
D	单播 Monocultures	2.10 ^b	2.32 ^c	0.38 ^b	0.33 ^c
	混播 Mixture	1.97 ^c	2.74 ^b	0.37 ^b	0.39 ^a

W , D , A , B 见表 1 See Table 1

小麦个体对水的竞争能力。本研究同时表明 ,竞争能力强的未断根小麦其根冠比较大 ,而竞争能力弱的断根小麦则具有较小的根冠比 ,根冠比与竞争能力存在正相关关系。

竞争能力的加强是以水、肥等资源消耗和牺牲产量为代价的 ,作物竞争能力的增强势必影响产量的提高 ,然而 ,竞争能力的降低势必会降低作物生产的稳定性 ,所以 ,适当地限制竞争能力就显得尤为必要。小麦等禾本科作物的自然进化趋势为加强个体竞争能力 ,而人工选择的目的是通过降低小麦的竞争能力达到资源的最优化分配 ,在总生物量

保持基本不变的情况下 ,最大限度地增加作物的收获指数 ,即将有限的资源更多地分配到繁殖器官 ,产量的提高导致竞争力的减弱和适应性降低。作物生产是一个种群过程 ,而非个体的表现(Weiner , 2003)。研究作物的生产过程就应当以降低个体的竞争能力和提高繁殖分配为主 ,而个体对土壤水分竞争能力的降低意味着土壤中根系所占的比例下降了(Zhang *et al.* , 1999)。黄土高原半干旱区 ,对资源的竞争首先的是对水资源的竞争 ,进化选择的响应是扩展根系为主。许多研究表明 ,分蘖能力与根系发育状况与竞争能力呈现明显的正相关(Evans , 1993) ,本文结果正好说明了这一结论。较多的分蘖数和庞大的根系等是作物具有强竞争能力的物质保证(Donald , 1981 ; Donald & Hamblin , 1983)。根、茎、叶等营养器官是水分和养分等资源的消耗者 ,在资源有限的条件下 ,强竞争能力的获得是以牺牲籽粒产量为代价的。竞争能力越强 ,付出的代价越大。张荣等(1999)通过半干旱地区不同品种的比较 ,论证了作物品种竞争能力与生产力之间存在负相关关系。亦即 ,在水资源有限时 ,降低作物个体竞争能力提高了群体籽粒产量。本研究同样支持这一论点 ,并通过根系切除试验进一步表明 ,对现代冬小麦品种 ,仍然存在通过降低根冠比提高籽粒产量的可能 ,

这可作为今后育种的一个重要方向。

参 考 文 献

Donald CM (1968). The breeding of crop ideotype. *Euphytica*, 17, 385 – 403.

Donald CM (1981). Competitive plants, communal plants, and yield in wheat crops. In: Evans LT, Peacock WJ eds. *Wheat Science—Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, 223 – 247.

Donald CM, Hamblin J (1983). The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Advances in Agronomy*, 36, 97 – 143.

Evans LT (1993). *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, Cambridge.

Guo AH(郭安红), Li FM(李凤民), Li ZX(李召祥), Pang BS(庞斌双), Shan L(山仑) (1999). Effect of topsoil drought and root signals on yield formation of spring wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报)*, 10, 689 – 695. (in Chinese with English abstract)

Hu YJ(胡延吉) (2003). Competitive ability of two winter wheat cultivars with different adaptability. *Acta Agronomica Sinica(作物学报)*, 29, 175 – 180. (in Chinese with English abstract)

Hurd EA (1974). Phonology and drought tolerance in wheat. *Agricultural Meteorology*, 14, 39 – 55.

Liu HS(刘洪升), Li FM(李凤民) (2003). The study of spring wheat root function efficiency under water stress conditions. *Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica(西北植物学报)*, 23, 942 – 948. (in Chinese with English abstract)

Meekins JF, McCarthy BC (1999). Competitive ability of *Alliaria petiolata* (garlic mustard, Brassicaceae), an invasive nonindige-

nous forest herb. *International Journal of Plant Science*, 160, 743 – 752.

Passioura JB (1983). Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*, 7, 265 – 280.

Wu ZS(吴兆苏) (1990). *Wheat Breeding(小麦育种学)*. China Agriculture Press, Beijing, 206 – 272. (in Chinese)

Weiner J(2003). Ecology—the science of agriculture in the 21st century. *Journal of Agricultural Science*, 141, 371 – 377.

Zhang DY, Sun GJ, Jiang XH (1999). Donald’s ideotype and growth redundancy: a game theoretical analysis. *Field Crops Research*, 61, 179 – 187.

Zhang DY, Wang G (1994). Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life history evolution and sex allocation. *American Naturalist*, 144, 65 – 75.

Zhang R(张荣), Zhang DY(张大勇) (2000). A comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid area. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 24, 298 – 303. (in Chinese with English abstract)

Zhang R(张荣), Zhang DY(张大勇), Yuan BZ(原保忠), Lin K(林魁), Wei H(魏虹) (1999). A study on the relationship between competitive ability and productive performance of spring wheat in semi-arid regions of loess plateau. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 23, 205 – 210 (in Chinese with English abstract)

Zhao SL(赵松岭), Li FM(李凤民), Zhang DY(张大勇), Duan SS(段舜山) (1997). Crop production is a population process. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 17, 100 – 104. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:张大勇 责任编辑:李 敏