应用与环境生物学报 2010, **16**(3): 305~308
Chin J Appl Environ Biol=ISSN 1006-687X
2010-06-25
DOI: 10.3724/SP.J.1145.2010.00305

根系冗余对小麦籽粒产量和水分利用效率的影响*

马守臣[1,2] 徐炳成[2] 王和洲[3] 杨慎骄[3] 李凤民[2,4**]
([1]河南理工大学测绘与国土信息工程学院 焦作 454000)
([2]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 杨凌 712100)
([3]中国农业科学院农田灌溉研究所 新乡 453003)
([4]兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室 兰州 730000)

摘 要 采用盆栽试验, 在返青-抽穗期用不同的水分处理来影响冬小麦(*Triticum aestivum*)的根系, 研究根系大小对籽粒产量和水分利用效率的影响. 结果显示, 到抽穗期, 大根系处理小麦的根冠比显著大于小根系处理. 两种水分条件下大根系处理小麦花期时的光合速率和根呼吸速率均显著高于小根系处理小麦, 而花后干物质积累显著小于小根系处理小麦. 在成熟期, 两种水分条件下小根系处理小麦的籽粒产量均显著大于大根系处理小麦. 而且, 小根系处理还提高了小麦的水分利用效率, 湿润、中度干旱条件下小根系处理小麦的水分利用效率分别比大根系处理小麦高33.91% 和15.82%. 因此, 认为在干旱、半干旱区以群体产量为目标的小麦抗旱育种不应当选择根冠比大的品种. 图1 表4 参20

关键词 冬小麦; 根呼吸; 根系冗余; 水分利用效率; 小麦抗旱育种
CLC S152.75 : S512.101

Effect of Root Redundancy on Grain Yield and Water Use Efficiency of Winter Wheat*

MA Shouchen[1,2], XU Bingcheng[2], WANG Hezhou[3], YANG Shenjiao[3] & LI Fengmin[2,4**]
([1]*School of Surveying and Land Information Engineering, Henan Polytechnic University*, Jiaozuo 454000, Henan, China)
([2]*State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources*, Yangling, 712100, Shaanxi, China)
([3]*Farmland Irrigation Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences*, Xinxiang 453003, Henan, China)
([4]*Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of Education of China, Lanzhou University*, Lanzhou 730000, China)

Abstract A pot experiment was conducted to clarify the effect of root system size (between returning green stage and heading stage) on grain yield and water use efficiency (WUE) of winter wheat (*Triticum aestivum*). The results showed that the root to shoot ratio (R/S) of large root system treatment were significantly bigger than that of small root system treatment at heading stage. At flowering stage, large root system treatment had higher photosynthesis and root respiration rate, but lower accumulation of dry matter after flowering compared with small root system. At maturity, small root system treatment had significantly higher grain yield compared with large root system treatment. In addition, small root system treatment improved WUE of wheat (by 33.91% under well watered conditions and 15.82% under moderate drought stress) compared to large root system treatment ($P<0.05$). Therefore, the current study suggested that drought-resistance breeding to improve the grain yield and WUE, at least for wheat, should not be made by targeted selection of progeny with a large R/S ratio for cultivation in arid and semiarid areas. Fig 1, Tab 4, Ref 20

Keywords winter wheat; root respiration; root redundancy; water use efficiency; drought-resistance breeding of wheat
CLC S152.75 : S512.101

在植物群体内, 为了有限的资源(光、水、肥等)个体之间存在着相互竞争. 高大的植株、较多的分蘖数、庞大的根系、宽大的叶片等是植物具有强竞争能力的物质保证[1], 是植物在自然选择条件下形成的适应波动环境、提高其竞争能力的生态对策[2]. 但是对于作物来说, 因为有人类的支持与保护, 基本上消除了资源的极端性, 这些有利于提高作物竞争力的特征在人工栽培条件下就成了生长冗余的表现. 有关作物生长冗余产生的生态学机制, 张大勇等从进化生态学角度进行了分析, 认为生长冗余是生物群体中个体间相互竞争选择的结果, 作物的生长冗余主要产生在能增强植物对某资源竞争能力的器官上[3~4]. 在半干旱、干旱区, 水分是限制作物生长的主要因子, 因此, 作为水分吸收的主要器官——根是作物容易产生生长冗余最主要的部位. Zhang等应用图解模型分析了旱农区作物根系生长冗余存在的可能性[4]. 生长冗余存在是有代价的, 首先是建成这些冗余部分要消耗物质和能量, 其次维持这些冗余生物量的基本生物代谢过程也要消耗大量物质和能量. 因此, 作物这种适应波动环境的冗余特性就成了巨大浪费. 李话等[5]和张荣等[6]通过田间试验对半干旱区春小麦根系冗余进行研究后发现, 大根系品种的籽粒产量显著小于小根系品种的, 因此认为干旱、半干旱区作物根系冗余不利于产量的提高. 另外, 从水分吸收的角度看, 根系

收稿日期: 2009-10-04 接受日期: 2009-10-28
*黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金(No. 10501-229)、国家自然科学基金项目(No. 30625025)和河南理工大学博士基金项目(No. B648249)资助 Supported by the Foundation of State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau of China (No. 10501-229), the National Natural Science Foundation of China (No. 30625025) and the Doctor Foundation of Henan Polytechnic University (No. B 648249)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: fmli@lzu.edu.cn)

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

过于庞大，势必增大对地上部分的供水强度和供水量，提高叶片蒸腾强度，使水分大量散失. 特别是在水资源利用受限制情况下，这将导致花后土壤墒情恶化，不利于水分利用效率的提高. 但是，以上针对根系与产量关系的结果均是来自于对不同品种的研究，而这些品种间可能具有不同的遗传背景. 那么，产量增高是因为品种选育减少了根系冗余，还是由品种间不同的基因决定呢？为了证明这一点，本研究在小麦生长前期通过不同的水分处理影响根系的生长发育进而影响根系大小，在同一遗传背景下探究根系大小与产量形成的关系，以期为干旱区作物抗旱育种研究提供新的思路.

1 材料与方法

1.1 试验材料和设计

试验时间为2006年10月~2007年6月，在中国科学院水土保持研究所防雨棚下进行，试验品种为长武135. 盆直径28 cm，高30 cm. 供试土壤为耕层土，取自于杨凌附近农田. 将土壤风干碾碎并过筛，每盆装土10.0 kg，播种前每kg干土施N（尿素）0.36 g，P_2O_5 1.59 g，一次性均匀拌入土中. 2006年10月10日播种，出苗后于三叶期每盆留基本苗16株. 所有处理在返青前均保持高水分（土壤水分含量为田间持水量的85%）. 通过人工控水的方式控制根系大小：于返青期至抽穗期，小根系处理的小麦（S）保持湿润处理（田间持水量的85%）；大根系处理的小麦（L）保持中度干旱胁迫处理（田间持水量的55%）. 每一根系处理重复15盆. 每天采用称重法控制土壤水分含量. 不同水分处理，不但影响了小麦的根系大小，也影响小麦的有效分蘖数（表1），由于本试验的目的主要是检验冗余根系消耗同化产物对产量的影响，因此，至抽穗期不同处理的小麦仅保留主茎和一个大的有效分蘖，人工剪去其它分蘖，以保持不同处理间有相同的群体密度. 然后测定处理后的根冠比，如表1. 处理结果达到控制根冠比的要求.

表1 抽穗期不同根系处理小麦的地上、地下生物量及根冠比
Table 1 Shoot and root weight and root to shoot ratio(R/S) of wheat under different treatments at heading stage

处理 Treatment	有效分蘖 Fertile tillers	根重(*m*/g) Root dry weight	地上重(*m*/g) Shoot dry weight	根冠比 R/S
小根系S	3.4±0.2a	8.98±0.92b	21.97±3.24a	0.41±0.02b
大根系L	2.2±0.1b	12±0.98a	20.99±2.89a	0.57±0.03a

表中同一列字母不同代表在$P<0.05$水平差异显著. 下同
Different letters in the same column mean significant difference at $P<0.05$. S: Small root system; L: Large root system. The same below

于抽穗期后，将两根系处理小麦分别置于以下两个土壤水分条件下：湿润处理（土壤水分含量为田间持水量的85%）和中度干旱胁迫处理（土壤水分含量为田间持水量的55%）. 共有4个处理：湿润小根系（WS）、湿润大根系（WL）、中度干旱胁迫小根系（DS）和中度干旱胁迫大根系（DL）. 每一处理5次重复.

1.2 测定内容和方法

光合速率和根呼吸速率：于花期（5月2日）上午9:00~11:00时使用Li-6400光合仪测定各处理小麦旗叶的光合速率. 每盆随机选取6株小麦，每处理共18次重复（3盆×6）. 测定完光合速率后立即剪去地上部分，然后使用PMR-5型稳态气孔计的土壤呼吸探头测定各处理小麦的根呼吸速率，每处理3次重复（3盆）.

产量性状、水分利用效率和根冠比的测定：成熟期，测籽粒产量和地上、地下生物量，并计算根冠比. 测根冠比时，首先剪去地上部分，然后将根系仔细用水冲洗出来，和地上部分一起在75 ℃下烘干称重. 每处理5次重复（5盆）.

水分利用效率计算：水分利用效率（w/g kg^{-1}）＝抽穗后积累的干物质量/耗水量.

1.3 数据分析

使用SPSS软件对试验数据进行分析，并通过t检验对同一水分条件下的各项数据进行显著性分析.

2 结果与分析

2.1 成熟期地上、地下生物量及根冠比

至成熟期，两种水分条件下大根系处理小麦的根干重均显著大于小根系处理小麦（$P<0.05$），分别高16.86%和13.01%，但大根系处理小麦的地上生物量均显著低于小根系处理小麦（$P<0.05$），分别低20.89%和13.44%. 因此，两种水分条件下大根系处理小麦的根冠比均显著大于小根系处理小麦的根冠比（$P<0.05$）. 如表2.

表2 成熟期不同根系处理小麦的地上、地下生物量及根冠比
Table 2 Root and shoot dry weight and root to shoot ratio (R/S) of wheat under different treatments at maturity

项目 Item	湿润 Well watered soil		干旱胁迫 Dry stress soil	
	小根系S	大根系L	小根系S	大根系L
根重(*m*/g pot^{-1}) Root weight	8.66±0.85b	10.12±1.25a	8.07±0.78b	9.12±1.12a
地上重(*m*/g pot^{-1}) Shoot dry weight	82.48±6.81a	65.25±4.03b	60±5.23a	52.89±6.43b
根冠比 R/S	0.11±0.01b	0.16±0.03a	0.13±0.01b	0.17±0.04a

2.2 光合速率和根呼吸速率

在花期时，两种水分条件大根系处理小麦的旗叶光合速率均显著高于同一水分条件下小根系处理小麦（图1），分别高8.69%和23.01%. 大根系处理小麦的根呼吸速率也均显著高于同一水分条件下小根系处理小麦，分别高22.4%和16.32%. 大根系处理小麦的根呼吸速率高表明其根系将比小根系处理消耗更多的光合产物.

2.3 产量性状

两种水分条件下小根系处理小麦的籽粒产量和穗粒重均显著大于相同水分条件下大根系处理小麦. 湿润、中度干旱条件下小根系处理小麦籽粒产量分别比大根系处理小麦高34.11% 和17.13%. 湿润条件小根系处理的收获指数显著大于大根系处理小麦；但在中度干旱条件下，小根系处理的收获指数并没有显著提高（表3）.

2.4 抽穗后物质积累和水分利用效率

抽穗期两根系处理间的地上干物质重差异不显著（表1）. 成熟期时，小根系处理的地上干物质重均显著高于同一水分条件大根系处理小麦（表2），因此，小根系处理小麦抽穗后干物质积累显著高于同一水分条件大根系处理小麦（表4）. 两种水分条件下抽穗后两根系处理所消耗的水量没有显著的差别，但小根系处理抽穗后积累干物质的水分利用效率均显著高于相同水分条件下大根系处理小麦. 湿润、中度干

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

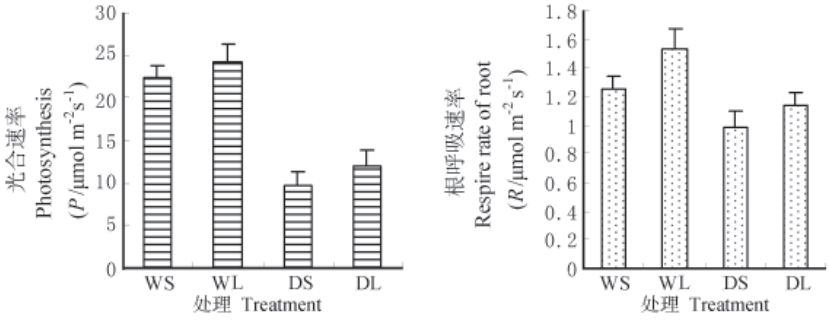

图1 不同根系处理小麦的光合作用和根呼吸速率

Fig. 1 Photosynthesis and respiration rate of roots of wheat under different treatments

W：湿润条件； D：中度干旱协迫； S：小根系； L：大根系　W: Well water soil; D: Dry stress soil; S: Small root system; L: Large root system

表3 不同根系处理小麦的穗粒重、籽粒产量和收获指数

Table 3 Spike kernel weight, grain yield and harvest index of wheat under different treatments

项目 Item	湿润 Well watered soil		干旱胁迫 Dry stress soil	
	小根系S	大根系L	小根系S	大根系L
穗粒重(*m*/g) Spike kernel weight	1.19±0.10a	0.89±0.22b	0.83±0.14a	0.71±0.2b
籽粒产量(*m*/g pot^{-1}) Grain yield	38.1±3.32A	28.41±5.50B	26.56±4.05a	22.72±5.52b
收获指数 Harvest index	0.46±0.01a	0.42±0.07b	0.44±0.03a	0.43±0.05a

表4 不同根系处理小麦抽穗后的物质积累和水分利用效率

Table 4 Accumulated dry matter weight (ADM) and water use efficiency (WUE) after heading in different treatments

项目 Item	湿润 Well watered soil		干旱胁迫 Dry stress soil	
	小根系S	大根系L	小根系S	大根系L
耗水量(*m*/kg) Water consumption	15.7±0.5a	15.3±0.3a	9.8±0.3a	9.5±0.4a
物质积累 ADM (*m*/g)	60.87±4.2A	44.26±2.5B	38.03±3.1a	31.90±3.0b
水分利用效率 WUE_{ADM} (*w*/g kg^{-1})	3.87±0.3a	2.89±0.5b	3.88±0.2a	3.35±0.6b

旱条件下小根系处理小麦水分利用效率分别比大根系处理小麦高33.91% 和15.82%.

3 讨 论

在干旱、半干旱雨养农业区，水资源短缺，植物个体间竞争主要反映为根系对水分的竞争. 受长期自然选择的影响，植物一般都具有庞大的根系，一般认为较大根系有利于植物体获得更多的水分[7]. 对于根系与作物抗旱性的关系，过去也大都主张抗旱品种要具备发达的根系，并以根系大小作为作物抗旱性强弱的指标. 大根系虽然有助于提高作物对水分的竞争力，然而，小麦抗旱育种成效是以群体产量来衡量的[8]，而不是个体竞争能力. 段舜山等研究发现，在旱作条件下，根系较大的品种个体间竞争激烈，其群体的抗旱性较差；根系较小的品种个体间竞争较弱，群体抗旱性较强[9]. 追求庞大根系的育种思想和方法并未能给半干旱农业区小麦产量潜力提高带来任何实质性的改变[3]. 在大田生产中，那些有利于个体竞争力的生长策略由于造成生长冗余而与群体利益相背离. 因为作物组建庞大的根系需要大量的光合产物，而且维持这些根系也需要消耗更多的光合产物[10]，作物日光合固碳总量的50%左右通过根呼吸消耗掉[11]. 根据生活史进化对策理论中的权衡思想，当光合产物向某一功能器官分配的增加时，必然导致向其它功能器官分配的减少[12]. 当植物光合产物用于根系较多时，分配到冠部的必然减少. 我们的研究结果也证明了这一点：同一水分条件下，大根系处理小麦单位面积上的根呼吸耗碳量显著大于小根系处理小麦. 虽然大根系小麦的光合速率显著大于同一水分条件下小根系处理小麦，但花后干物质积累却显著小于小根系处理小麦，最终籽粒产量也显著小于小根系处理小麦. 显然，两根系处理间产量差异的主要原因是由根系对同化产物的呼吸消耗造成的——大根系处理小麦的根系消耗了更多的光合产物. 可见，植物体内最佳的资源分配对于作物生产非常重要，在大田生产实践中，减少同化物向根部分配的比例以及减少根系对同化产物的消耗量，将是提高作物增产潜力的重要途径之一.

在干旱、半干旱区，提高作物的水分利用效率，实现有限水资源的高效利用，也是旱地农业的主要研究内容之一. 近几年针对根冠关系与水分利用效率的研究发现，小麦在从二倍体向六倍体进化过程中减少了根系，降低了根冠比，提高了水分利用效率[13~14]. 通过对不同年代品种的研究也发现，现代小麦品种水分利用效率的提高与根系生物量的减少有关[15~16]. 刘洪升等以春小麦为材料人工控制根系大小，发现在干旱条件下小根系处理的春小麦具有较高的水分利用效率[17]. 为了进一步研究根系大小和水分利用效率的关系，我们曾通过根修剪方式来影响根系大小，研究发现，在湿润和中度干旱条件下，根修剪均减少了小麦的根量及根呼吸速率，提高了小麦花期的光合速率和水分利用效率[18~20]. 本研究通过不同水分处理来影响根系小，结果显示，小根系处理小麦抽穗后积累干物质的水分利用效率显著高于相同水分条件下大根系处理小麦. 可见，通过遗传育种或采用适当农艺措施减少根系冗余，降低根系对同化产物的消耗，对作物产量及水分利用效率的提高具有积极的作用. 因此，认为在旱地农业中，以群体产量为目标的小麦抗旱育种不应当选择那些根冠比大的品种.

4 结 论

在两种水分条件下，大根系处理小麦的旗叶光合速率均显著高于同一水分条件下小根系处理小麦. 大根系处理小麦的根呼吸速率均显著高于同一水分条件下小根系处理小麦.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

小根系处理小麦的籽粒产量和穗粒重均显著大于同一水分条件下大根系处理小麦. 在湿润条件下, 小根系处理小麦的收获指数显著大于大根系处理小麦; 但在中度干旱条件下, 小根系处理小麦的收获指数并没有显著提高.

在同一水分条件下, 抽穗后两根系处理的耗水量没有显著差别, 但小根系处理小麦的抽穗后干物质积累显著高于同一水分条件大根系处理小麦. 因此, 小根系处理小麦抽穗后水分利用效率显著高于相同水分条件下大根系处理小麦的水分利用效率.

References

1 Gaudet CL, Keddy PA. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 1988, **334**: 242~243

2 Sheng CF (盛承发) . Growth tediousness as an explanation of over-compensation of crops for insect feeding. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1990, **1** (1): 26~30

3 Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华), Zhao SL (赵松龄). Further thoughts on growth redundancy. *Acta Pratacult Sin* (草业学报), 1995, **4** (3): 17~22

4 Zhang DY, Sun GJ, Jiang XH. Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis. *Field Crops Res*, 1999, **61**: 179~187

5 Li H (李话), Zhang DY (张大勇). Morphological characteristics and growth redundancy of spring wheat root system in semi-arid regions. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1999, **10** (1): 26~30

6 Zhang R (张荣), Zhang DY (张大勇). A comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid area. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2000, **24** (3): 298~303

7 Kramer PJ. Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis. New York, USA: McGraw - Hill, 1969. 482

8 Evans LT. Crop Evolution, Adaptation, and Yield. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1993. 500

9 Duan SS (段舜山), Gu WX (谷文祥), Zhang DY (张大勇), Li FM (李凤民). Relationship between root system characteristics and drought resistance of wheat populations in semiarid region. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1997, **8**: 134~138

10 McCree KJ. Measuring the whole-plant daily carbon balance. *Photosynthetica*, 1986, **2**: 82~93

11 Lambers H, Atkin OK, Scheureater I. Respiratory patterns in root in relation to their function. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U eds. Plant Roots: The Hidden Half. New York, USA: Marcel Dekker, 1996. 323~362

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

13 Zhang SQ (张岁岐), Shan L (山仑), Deng XP (邓西平). Relation between growth of root system and water use efficiency during the evolution process. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2002, **47**: 1327~1331

14 Li YY (李秧秧), Zhang SQ (张岁岐), Shao MA (邵明安). Interrelationship between water use efficiency and nitrogen use efficiency of different wheat evolution materials. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, **14** (9): 1478~1480

15 Siddique KHM, Belford RK, Tennant D. Root: Shoot ratio of old and modern, tall and semidwarf wheat in a Meditertanean environment. *Plant & Soi*l, 1990, **121**: 89~98

16 LI LH (李鲁华), Chen SB (陈树宾). Study on root function efficiency of spring wheats under different moisture condition. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, **35** (7) : 867~871

17 Liu HS (刘洪升), Li FM (李凤民). The study of spring wheat root function efficiency under water stress conditions. *Acta Bot Bor-Occid Sin* (西北植物学报), 2003, **23**: 942~948

18 Ma SC, Xu BC, Li FM, Liu WZ, Huang ZB. Effects of root pruning on competitive ability and water use efficiency in winter wheat. *Field Crops Res*, 2008, **105**: 56~63

19 Ma SC, Li FM, Xu BC, Huang ZB. Effects of root pruning on the growth and water use efficiency of winter wheat**.** *Plant Growth Regul*, 2009, **57**: 233~241

20 Ma SC (马守臣), Xu BC (徐炳成), Li FM (李凤民), Huang ZB (黄占斌). Effect of root pruning on root efficiency, water use and yield of winter wheat. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2009, **15** (5): 606~609

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net