

试论麦类作物非水力根信号与生活史对策

李凤民*, 鄯, 郭安红, 山 仑

(兰州大学干旱农业生态国家重点试验室, 兰州 730000)

摘要:从植物非水力根信号的生理调节作用和生活史进化角度看,在水分亏缺条件下,自然选择会导致植物产生大量根系以增加对水分的竞争能力,而浅根系则可在干旱来临时,以快速反应的根信号来调节和平衡植株水分状况,度过干旱时期。但是,自然选择压力下的植物特征往往不利于作物籽粒产量这一种群水平上的属性的改善。作物产量的提高过程是一个不断加强的人工选择过程。在作物生产中,作物水环境得到了改善,强大的多年生竞争者基本消失,为强化人工选择力度,提高作物产量,麦类作物的根信号作用应当有所削弱。据此提出了在黄土高原农田环境下,麦类作物根系的理想分布应当是深而窄幅的形式。

关键词:生活史对策;非水力根信号;作物产量;选择压力;麦类作物

A discussion on the non-hydraulic root-sourced signals and life history strategy of wheat crops

LI Feng-Min, YAN Xun, GUO An-Hong, SHAN Lun (State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000 China)

Abstract: From the point of view of physiological regulation of root-sourced signals and life history strategy, natural selection in water deficit environment would result in a large root system in which many lateral roots would play a very important role in the relation of plant-water balance. The rapid response of root-sourced signals would occur based on the larger root systems for the coming drought. The natural selection, however, is not a favorable mechanism to improve the characteristics of grain yield. The increase in crop grain yield is a continual process of artificial selection. In wheat production process, the soil water can be improved and the strong competitors may be disappeared. In order to strengthen artificial selection and to increase grain yield, the roles of root signals in wheat crops should be reduced. As a result, the paper suggested that under the condition of Loess Plateau field, the ideal type of root system in wheat crops should be smaller in upper soil and deeper in lower soil.

Key words: life history strategy; non-hydraulic root signal; grain yield; selection pressure; wheat

文章编号: 1000-0933(2000)03-0510-04 中图分类号: Q143, S181 文献标识码: A

1 关于非水力根信号

植物水分关系研究中的传统观点认为,当土壤干旱时,植物吸水困难,导致向地上部分水分供应不足,进而引起植物叶片相对含水量和水势下降,气孔开度降低,抑制叶片气体交换和生长发育过程。植物根信号是指在土壤出现干旱时,植物根系会迅速感知干旱,并将这种信号传递到地上部分,在叶片水分状况(叶水势和叶相对含水量)尚未发生显著改变时就开始主动降低气孔开度,抑制气体交换,降低叶片生长速率^[1~6]。相比较而言,传统观点认为,由土壤干旱导致植物水分亏缺,引起气孔开度下降,称为水信号;如果气孔开度的下降并不是由于叶片水分亏缺引起的,而是因根系所产生的信号所致,则被称为非水力根

基金项目: 国家自然科学基金(39970148)和教育部博士点青年基金(99073012)资助课题

* 通讯联系人, FAX: 0931-8912823. E-mail: fmli@lzu.edu.cn

收稿日期: 1998-01-20, 修订日期: 2000-01-05

作者简介: 李凤民(1962~), 男, 博士, 教授。

信号。非水力根信号的载体主要是一些化学物质,故又称为化学信号,目前普遍承认的是脱落酸(ABA)^[4,7~9]。

自从 Blackman 和 Davis^[1] 提出随土壤干旱,根系能产生非水力根信号以来,众多研究^[2,3,7,8,10~13] 提供了大量证据支持和论述这种根冠通讯学说。根信号实际上是植物根系在土壤干旱条件下做出的预警反应,它预示后期更为严重的干旱可能即将发生,需要植物及早做出节水的反应,以抵御即将到来的严重干旱。这一过程同干旱土壤中的根系分布有直接关系。羽扇豆气孔导度随着干旱土壤层中根量的增加而降低^[12]。Tardieu 等人进行的玉米大田实验也表明,根源脱落酸对气孔有强烈的控制作用^[9]。Gallardo 等研究说明只有少部分根系处于干旱土层中,而其余大部分根系有充足水分供应时,根信号并不影响羽扇豆的气孔导度和气体交换指标^[11]。Blum 等人用不同春小麦品种实验表明,0~30cm 土壤层中根量较少的品种表现出对土壤干旱和根信号敏感性较低^[2]。以上例子表明,干旱土层中的根系越多,植物根信号影响气体交换的作用就越强,对地上部分生长的抑制作用也就越强。如果干旱土壤层中根量越少,那么植物对干旱的反应就越迟钝,根信号对气体交换的抑制作用就越低,这可使春小麦在适度干旱条件下不但不会减产反而还会有所增产^[2,3]。以上这些实验有一个共同基础,那就是适度干旱而非严重干旱,一部分植物根系位于干旱土壤层次中(一般为上层土壤),另一部分根系位于湿润土壤层次中(一般是下层土壤),湿润土壤中的根系可以吸收到较为充足的水分。如果湿润土壤中根量较多,其吸收的大量水分就会对非水力根信号产生较强烈的稀释作用;干旱土层中较少的根量所产生的根信号物质的量也会较低,结果,根信号的抑制作用就会下降。反之就会出现相反的结果。因此,根系在干湿土壤中的配置与根信号作用有密切关系。

2 1 年生禾本科植物生活史对策与根信号行为

麦类作物是 1 年生禾本科植物,起源于比较干旱的西南亚地区^[14]。在季风气候区,无论是冬麦还是春麦,其生长期均有一个程度不同的干旱季节(春季),表明其祖先有一定的抗旱性。从进化角度看,分布在干旱、半干旱(或半湿润易旱区)的野生 1 年生禾本科植物应当是麦类作物的野生近缘类群,它们长期受自然选择的直接作用,具有典型的自然竞争的特点。麦类作物是在长期人工选择压力下产生的人工种群。因此,麦类作物和具一定抗旱性的 1 年生禾本科植物在生活史进化和繁殖分配等方面应具有类似的基础,并在此基础上表现出明显的分异。因此,要认识麦类作物生活史策略就必须首先对具一定抗旱性的 1 年生禾本科植物生活史有一个初步的了解。在自然选择压力下,在较为干旱的环境中植物个体加强竞争能力的一个有效途径就是增加根系的生长,使根系的深度和广度尽可能扩大,以得到较多的土壤水分^[15]。多年生植物显然占有绝对优势^[16,17],根系生长以累积方式增加,每年都有新的光合产物用于根系的生长,所以非常有利于发育出庞大的根系。而生活在此环境下的 1 年生植物则显然不具备这种优势,1 年生植物在环境条件相对较好时萌发,且必须在一个相对较短的时期内完成生活史,因而它不会将大量的光合产物分配给地下部分,用来增加根系的生长。也就是说,它不会投入大量的能量同其它植物竞争土壤水分。因此,1 年生植物同多年生植物类群相比,由于不能发育出深广庞大的根系而对土壤水分的竞争只能表现为劣势。这可能是 1 年生禾本科植物在各类顶级群落中所占比例均较少而多年生植物较多的主要原因。

同多年生禾草相比,1 年生植物生活史对策中的关键是如何充分利用生长期内的有限降水。对于 1 年生植物来讲,发育出较多的浅层根,用于在降雨季节迅速吸收降水是其非常有利的一个竞争手段。同时,在降水较少的相对干旱时期,1 年生植物必须大幅度降低蒸腾失水以保证它的生存。这就是说,1 年生植物除在雨季能够大量吸收水分促进生长外,还必须存在一个完善的保持水分的有效机制,从而在众多竞争者之中占有一席之地。1 年生禾本科植物在叶片结构上具有比较好的抑蒸效应以及具备优势的浅层须根系,后者可引起植物生理性抑蒸效应,促其节约用水,延缓严重干旱的到来,以保证完成生活史。

根据上面的分析可以认为,具一定抗旱性的 1 年生禾本科植物的主要生活史对策就是利用分布在浅层土壤中的大量须根系吸收降水期内的水分,促进快速生长;在干旱时期,利用自身完善的保水机制,减少水分损失,平衡水分利用过程。从根信号角度看,1 年生禾本科植物较多的浅层根不仅有利于其在降雨期内充分吸收湿润的表层土壤中的水分,而且有利于在干旱时期内,受干旱影响严重的表层土壤中的根系对干旱迅速响应,以非水力根信号的形式来主动降低气孔导度和蒸腾作用,从而保持较好的地上部分水分状况和比较高的光合作用,并提高水分利用率,这就是所谓的生理性抑蒸效应。也就是说,1 年生禾

本科植物的根系分布特点保证了它能够对土壤水分状况及早做出反应并迅速采取对策。这是 1 年生禾本科植物在自身竞争深层土壤水分能力较弱的条件下(无深广发达的根系)利用其形态的和生理的抑蒸作用,进行正常生长发育和完成生活史的重要保证。Wartinger 等人研究表明^[18],在完全自然选择压力下,植物种受干旱胁迫时,处于干旱土层的根系做为土壤水分状况的感受器,影响木质部中 ABA 的浓度。ABA 浓度的增加会降低气孔导度,从而在干旱周期内提高水分利用效率。

3 麦类作物非水力根信号与生活史对策

在上层土壤干旱中下层土壤湿润的条件下,小麦根化学信号可以抑制植物生长,减少分蘖和穗数,但由于每穗粒数的增加最终产量却没有下降,同时收获指数还有所上升^[3]。Blum 等^[2]用不同春小麦品种所作试验表明,在同样可产生化学信号的试验条件下,不同品种表现出对根信号的不同敏感性。对局部土壤干旱不敏感的两个品种(根信号现象相对较弱),尽管叶片相对含水量和水势都较低,但气孔导度和植物生产都较高。而对局部土壤干旱敏感的两个品种叶片相对含水量和水势较高。但气孔导度和植物生产均较低。其结果导致 5 个品种的气孔导度同籽粒产量和植物生物量均表现出很好的正线性相关关系。经过对根系的初步分析表明,前两个品种在 0~30cm 深的干旱土层中根系干物质重量明显低于后 3 个品种,而在 30~90cm 深的湿润土层中的根干物质重量却非常一致。前两个品种上层土壤中的根系减少实际上就是减少了根信号产生的位点,从而使根信号对叶片传导的抑制作用下降,促进了气体交换和干物质的形成。显然,本试验预示了一个很重要的问题,即根系特征影响根化学信号的强度,根信号强度控制着气孔行为和干物质积累,而后者又直接影响着作物生产力的高低。显然,根信号在这里起着中枢调节作用^[19]。

麦类作物是典型的人工选择的产物。人工选择的主要目标是要求它在单位面积内的产量最优,即繁殖分配最优^[20]。根据进化生态学中的最优生活史对策原理,生物个体把获取的有限资源(能量)向某一功能分配的增加,必然造成向其它功能分配量的减少。也就是说,个体竞争能力的提高必将降低资源的繁殖分配;反之,降低竞争能力将有利于提高繁殖分配,这是人工选择的主要目标之一^[4,21]。野生 1 年生禾本科植物发达的浅根系是自然选择压力下为竞争表土层水分和在干旱时期减少蒸腾而发展起来的,它所付出的代价就是将较多的光合产物分配到根系,而对提高繁殖分配(籽粒产量)不利,自然选择下产生的很有利的保水能力是以牺牲对同时期环境资源的利用为代价,或者就是以牺牲光合生产能力为代价的。对于麦类作物而言,首先,人工选择要求减少光合产物向竞争器官的分配,增大向繁殖器官的分配,以提高单位面积的作物产量;其次,在农田环境中,多年生或具有强大竞争能力的深根系植物消失,严酷的生活环境得到改善(干旱程度减轻了),麦类作物对植株保水能力的要求减弱(相对野生种群而言),它需要根系提供的水量也是增加的。这种需求在深根系竞争者消失的前提下是容易得到满足的。因而,在这种环境下,1 年生禾本科作物的能量分配就有条件向繁殖器官转移,光合能力也可进一步提高,从而提高籽粒产量。

4 结语

Passioura 指出^[22],根系是同化产物的主要消耗器官之一,生产单位干重根系所消耗同化物质约为生产单位地上部分干重所消耗同化物质的两倍,且根系呼吸速率远远大于地上部分的呼吸速率。他指出,许多作物的根系可能有些过大。Siddique 等^[23]1990 年研究了澳大利亚近 100a 来选育出的 9 个典型小麦品种,分析表明新品种与老品种相比,产量、收获指数和水分利用效率均有所提高,其主要原因是新品种 0~40cm 土壤中根重量和根长密度显著低于老品种^[23]。基于自然选择和人工选择的差异,Donald 在互利型植株概念的基础上提出了小麦和大麦理想株型的概念,并在农学界产生了很大的影响^[24]。他们认为,互利型植株(Communal plant)具有使作物群体成功的一些特性,而不是对个体的存活有利。互利型植株的竞争能力较弱,因而它对相邻个体的影响很小。当它与其它基因型个体混合种植时,其生长往往受到抑制,个体产量较低。但当大面积单一种植,且种植密度大得足以使植株充分利用环境资源时,这些互利型植株便会在整个种植面积内获得高产。这些工作都对本文的观点提供了不同程度的支持。

要实现作物生产的群体目标,提高单位面积产量,麦类作物(特别是春麦,它是典型的 1 年生植物)应尽可能地避免自然选择导致产生的生长特性强烈的功能表达,否则将不利于提高籽粒产量。在农田环境中,强大的竞争者(多年生深根系植物)基本消失,土壤水分条件得到改善,水分持续供应能力大为加强,波动性下降。反映在根信号上,自然选择压力下产生的高度敏感性应适当减弱。在水分条件较好时不

需要过分强大的吸水功能,否则可能造成浪费;在水分条件较差时,下层根系可利用深层土壤水分,维持相对稳定的水分供应,并对上层干旱土壤中的根系产生的根信号起到稀释作用,从而抑制保水功能的强烈表达。一般情况下,深层土壤水分的波动性远远低于上层土壤。在没有强大竞争者的农田中,深层水分有效性比较高。这就为消弱根信号作用创造了条件。因此,在旱地农田中,麦类作物根系的理想分配型应当是减少表土层中的根系分布,适当增加深层土壤中的根量。

以上从定性角度结合根信号行为对根系在麦类作物生活史对策中的作用进行了分析,基于目前的生产实践现状对将来根信号的研究价值进行了讨论,更精确的定量研究还有待进一步深入。

参考文献

- [1] Blackman P G and Davis W J. Root-to-shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 1985, **36**: 39~48.
- [2] Blum A and Johnson J W. Wheat cultivars respond differently to a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**: 1149~1153.
- [3] Blum A, Jonson J W, Ramseur E L and Tollner E W. The effects of a drying top soil and a possible non-hydraulic root signals on wheat growth and yield. *Journal of Experimental Botany*, 1991, **42**: 1225~1231.
- [4] Zhang J and Davis W J. Absisic Acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the shoot. *Plant, Cell and Environment*, 1989, **12**: 73~81.
- [5] Zhang J, Schurr U, Davis W J. Control of stomatal behavior by abisic acid which originated in roots. *Journal of Experimental Botany*, 1987, **38**: 1174~1181.
- [6] 郭安红, 李凤民, 李召祥, 等. 春小麦干物质生产和根信号对表土干旱的响应, *应用生态学报*, 1999, **10**(6): 689~695.
- [7] Hartung W and Heilmeier H. Stomatal responses to abisic acid in natural environment. In: M B Jackson, C R Black ed. NATO ASI, Vol I 16. Integrating stresses on plants in a changing climate. Berlin Herdelberg, Springer-Verlag, 1993.
- [8] Tardieu F and Davis W J. Integration of hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 341~349.
- [9] Tardieu F, Zhang J, Katerji N, et al. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subject to soil compacting and soil drying. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 193~197.
- [10] Davis W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1991, **42**: 55~76.
- [11] Gallardo M, Turner N C and Ludwig C. Water relations, gas exchange and abisic acid content of *Lupins cosentinii* leaves in response to drying different porportions of the root system. *Journal of Experimental Botany*, 1994, **45**(276): 909~918.
- [12] Jensen C R, Henson I E, Turner N C. Leaf gas exchange and water relations of lupines during drought-induced stomatal closure. *Australian Journal of plant physiology*, 1989, **16**: 415~428.
- [13] Ludlow M M, Sommer K J, Flower D J, et al. Influence of root signals resulting from soil dehydration and high soil strength on growth of crop plants. *Current topics in plant biochemistry and physiology*, 1989, **8**: 81~99.
- [14] 金善宝主编. 中国小麦学. 北京: 中国农业出版社, 1996. 265~271.
- [15] 陈佐忠, 黄德华, 张鸿芳. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下生物量与降水量关系模型探讨. 见: 草原生态系统研究. 第2集. 北京: 科学出版社, 1988. 20~25.
- [16] 陈佐忠, 黄德华, 张鸿芳. 贝加尔针茅、克氏针茅和线叶菊草原地下生物量的比较研究. 见: 草原生态系统研究. 第2集. 北京: 科学出版社, 1988. 122~131.
- [17] 陈佐忠, 黄德华. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下部分生产力 and 周转值的测定. 草原生态系统研究. 第2集. 北京: 科学出版社, 1988. 132~138.
- [18] Waringer A, Heimeier H, Hartung W, et al. Daily and seasonal courses of leaf conductance and abisic acid in the xylem sap of almond trees (*Prunus dulcis* M) under desert conditions. *New Phytologist*, 1990, **116**: 581~587.
- [19] 李凤民, 赵松岭. 黄土高原半干旱地区作物水分利用研究新途径. *应用生态学报*, 1997, **8**(1): 103~107.
- [20] 赵松岭, 李凤民, 张大勇, 等. 作物生产是一个种群过程. *生态学报*, 1997, **17**(1): 100~104.
- [21] Weiner Jacob. Plant population ecology in agriculture. In: C Ronald Carrol, et al Ed. New York: McGraw-Hill Publishing Company. 1990. 235~261.
- [22] Passioura J B. Roots and drought resistance. *Agricultural water management*, 1983, **7**: 265~280.
- [23] Siddique K H M, Belford R K and Tennant. Root:shoot ratio of old and modern, tall and semi-dwarf wheat in a Mediterranean environment. *Plant and Soil*, 1990, **121**: 89~98.
- [24] Donald C. Competitive plants, communal plants and yield in wheat crops. In: Evans L T, Peacock W J eds. *Wheat Science-Today & Tomorrow*. Cambridge University Press. 1981. 223~247.