

# 谷子的亲缘识别能力及其与种植密度和土壤养分水平的关系

陈青青<sup>a</sup>, 李德志<sup>a,b,c\*</sup>, 俞小涛<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:** 为探明作物是否具有识别邻株身份的能力以及这种能力是否受到环境因子的调控, 通过大田试验, 研究邻株身份(亲缘株、非亲缘株和陌生株)、种植密度和土壤养分水平的交互效应对谷子(*Setaria italica*)地上部分生物量分配的影响。结果表明, 谷子与亲缘株为邻时的净繁殖生物量分配和种子生物量分配, 比与非亲缘株为邻时显著提高, 且营养生物量分配显著降低( $P<0.05$ )。在高种植密度条件下, 亲缘组谷子的穗长、净繁殖生物量分配和种子生物量分配显著大于非亲缘组, 而营养生物量分配显著小于非亲缘组( $P<0.05$ )。随着土壤养分水平提高, 亲缘组谷子的种子生物量分配显著增加, 营养生物量分配显著减少( $P<0.05$ )。由此推断, 谷子具有对亲缘邻株的识别能力, 且这种能力受种植密度和土壤养分水平的调控, 在高种植密度和高土壤养分水平条件下, 谷子的亲缘邻株识别能力较强。

**关键词:** 谷子; 亲缘识别; 种植密度; 土壤养分; 生物量分配

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.011

## Kin Recognition in *Setaria italica* and Its Relations with Plant Density and Soil Nutrient Level

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:** The aim was to explore whether crop plant could recognize its kin neighbors, and how it respond in different environmental conditions. The interaction effects of three factors, including neighbor identity (kin plant, non-kin plant and stranger plant), plant density and soil nutrient level, on the aboveground biomass allocation of *Setaria italica* were studied by field experiments. The results showed that the net reproductive biomass allocation and seed biomass allocation of *S. italica* planted with neighboring kins increased and the vegetative biomass allocation decreased significantly than those planted with neighboring non-kins. Under high plant density, the ear length, net reproductive biomass allocation and seed biomass allocation of *S. italica* in kin group were significantly higher than those in non-kin group ( $P<0.05$ ), while the vegetative biomass allocation was lower. As soil nutrient level increased, the proportion of biomass allocation to seed of *S. italica* planted with neighboring kins

收稿日期: 2015-01-08

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, 主要从事植物生态学研究。E-mail: chqq365@163.com

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

significantly increased, while that of vegetative biomass allocation significantly decreased ( $P < 0.05$ ). It suggested that *S. italica* can recognize its kin neighbors, and this ability was regulated by plant density and soil nutrient level. Under high plant density and high soil nutrient level, the ability of *S. italica* to recognize its kin neighbors tended to be stronger.

**Key words:** *Setaria italica*; Kin recognition; Plant density; Soil nutrient; Biomass allocation

Dudley 等首次报道了一年生植物 *Cakile edentula* 可能通过根系的相互作用识别亲缘邻株<sup>[1]</sup>。亲缘识别为植物竞争机制研究打开了一个新的窗口<sup>[2]</sup>。在自然环境下,植物间的相互作用主要发生在最邻近的植株间<sup>[3]</sup>。进化的博弈论预测:当植物面临与它没有亲缘关系的竞争者时,会增加资源获取器官的生物量分配<sup>[4-5]</sup>,而当植物的邻居是同一基因型或者具有较近亲缘关系时,植物对竞争资源的器官生物量投资则遵从亲缘选择理论<sup>[6-7]</sup>。Dudley 等<sup>[1]</sup>认为亲缘选择应该作用于植物的竞争性状上<sup>[2]</sup>,并且可以用来解释竞争: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>[8]</sup>。目前有关植物亲缘识别的一些研究侧重于不同身份邻株根部的竞争差异<sup>[1,9-13]</sup>,另一些研究则侧重于邻株身份如何影响基于植物繁殖表现的适合度<sup>[14-16]</sup>。迄今为止,植物亲缘识别研究还没有获得一致的结论。但某些植物在一定的环境下能够识别亲缘邻株已是不争的事实<sup>[23]</sup>。亲缘识别是因种而异,还是普遍存在于植物中,还需要进一步研究。

农作物中的亲缘识别研究迄今鲜有报道。研究植物亲缘识别能力具有重要的前景和价值,特别是对农作物<sup>[18-19]</sup>。农作物群体是在人为种植和经营、控制条件下形成的单一品种的种群,因此,植株间有更多亲缘相遇的机会。研究表明,作物产量存在基于植株竞争能力和生产能力的权衡<sup>[20-21]</sup>。有假说认为,作物可能已经无意识地选择了通过降低对邻株身份敏感度的方式减少竞争<sup>[22]</sup>,从而不减少产量。然而,这种假说至今未得到证实。

Pakkasmaa 等<sup>[24]</sup>提出,一般生物的亲缘选择效应能够影响与性状相关的适合度,且影响程度受到环境因子的调节。但目前有关环境因子影响植物亲缘识别能力方面的研究还很少。Lepik 等<sup>[15]</sup>用两个种植密度检验 8 种草地植物的亲缘识别能力,结果仅白车轴草(*Trifolium repens*)表现出亲缘识别能

力:当种植密度增加时,与亲缘株为邻的白车轴草竞争器官生物量分配减少,而繁殖生物量分配显著增加。但具有不同种植间距的狭叶羽扇豆(*Lupinus angustifolius*)的个体和群体的适合度都没有任何变化<sup>[16]</sup>。土壤养分是否对植物亲缘识别能力产生影响,目前也缺乏有力证据。为检验邻株身份差异对植株的影响,一些研究均将土壤养分设置为充足状态<sup>[1,9-11]</sup>,以避免土壤养分对结果的干扰。目前多数研究结果都是在人为控制条件下得出的,植物在自然状态下对邻株身份的响应还有待深入研究。本文以谷子‘沁黄 2 号’(*Setaria italica* ‘Qinhuang 2’)为材料,采用三因子交互处理设计,分析邻株身份(亲缘株、非亲缘株、陌生株)以及种植密度和土壤养分水平对谷子地上生物量分配的影响。该研究可以为自然状态下谷子对邻株身份的响应研究提供一定的理论参考,同时也可以为谷子种植实践提供一定的技术参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和研究地概况

谷子(*Setaria italica*)为禾本科(Poaceae)一年生栽培草本粮食作物。高 0.1~1.2 m,秆粗壮、分蘖少,长披针形叶片,穗状圆锥花序,长 0.2~0.3 m。广泛栽培于欧亚大陆的温带和热带。中国黄河中上游为主要栽培区,其他地区也有少量栽种。供试谷子品种为‘沁黄 2 号’,生育期约为 112 d。

糜子(*Panicum miliaceum*)为禾本科一年生栽培草本粮食作物。秆粗壮、直立,高 0.4~1.2 m,单生或少数丛生,有时有分枝,叶片线形或线状披针形,长 0.1~0.3 m,圆锥花序开展或较紧密,成熟时下垂,长 0.1~0.3 m。在亚洲、欧洲、美洲、非洲等温暖地区都有栽培。我国西北、华北、西南、东北、华南以及华东等地山区都有栽培。供试糜子品种为‘金糜 1 号’,生育期约为 105 d。

实验于 2014 年 4 月至 11 月在上海闵行区马

桥镇韩湘蔬菜种植园内进行。闵行区位于上海市中心区西南部,年均气温 15.7℃,年均降水量为 1123.3 mm,年均日照时数 1940.6 h,每年 6 月中旬至 7 月上旬为梅雨期。夏季影响本区的台风平均为 2 个。该种植园附近近年来均没有种植谷子和糜子。实验地约 100 m<sup>2</sup>,周围种植梨树。实验开始前测量土壤全氮为 3.54 mg g<sup>-1</sup>。

### 1.2 方法

**实验设计** 由于种植密度和土壤养分水平显著影响谷子生长和产量<sup>[25-26]</sup>,本实验设置包括邻株身份(亲缘株、非亲缘株、陌生株)、种植密度(高密度和低密度)、土壤养分水平(高养分和低养分)等 3

个因素的交互处理实验。种植园内共设 24 个小区(图 1)。实验开始前先犁地,使 0~30 cm 土层及整个实验地土壤充分混匀。在平整的实验地上,每个小区按长×宽×深 = 0.5 m×0.5 m×0.25 m 挖坑,用透明的薄膜铺满整个坑,底部扎孔,再将挖出的土回填。各小区间隔 0.3~0.5 m,以减少干扰,其中亲缘株种植、非亲缘株种植和陌生株种植小区各 8 个。各邻株处理中,高密度和低密度小区各 4 个。24 个小区中一半施肥、一半不施肥,分别作为高、低土壤养分处理。

**邻株身份** 实验中的亲缘株是指其种子来自同品种、同穗的谷子种子,而非亲缘株是指其种子来自同品种、不同穗的谷子种子,陌生株是指有

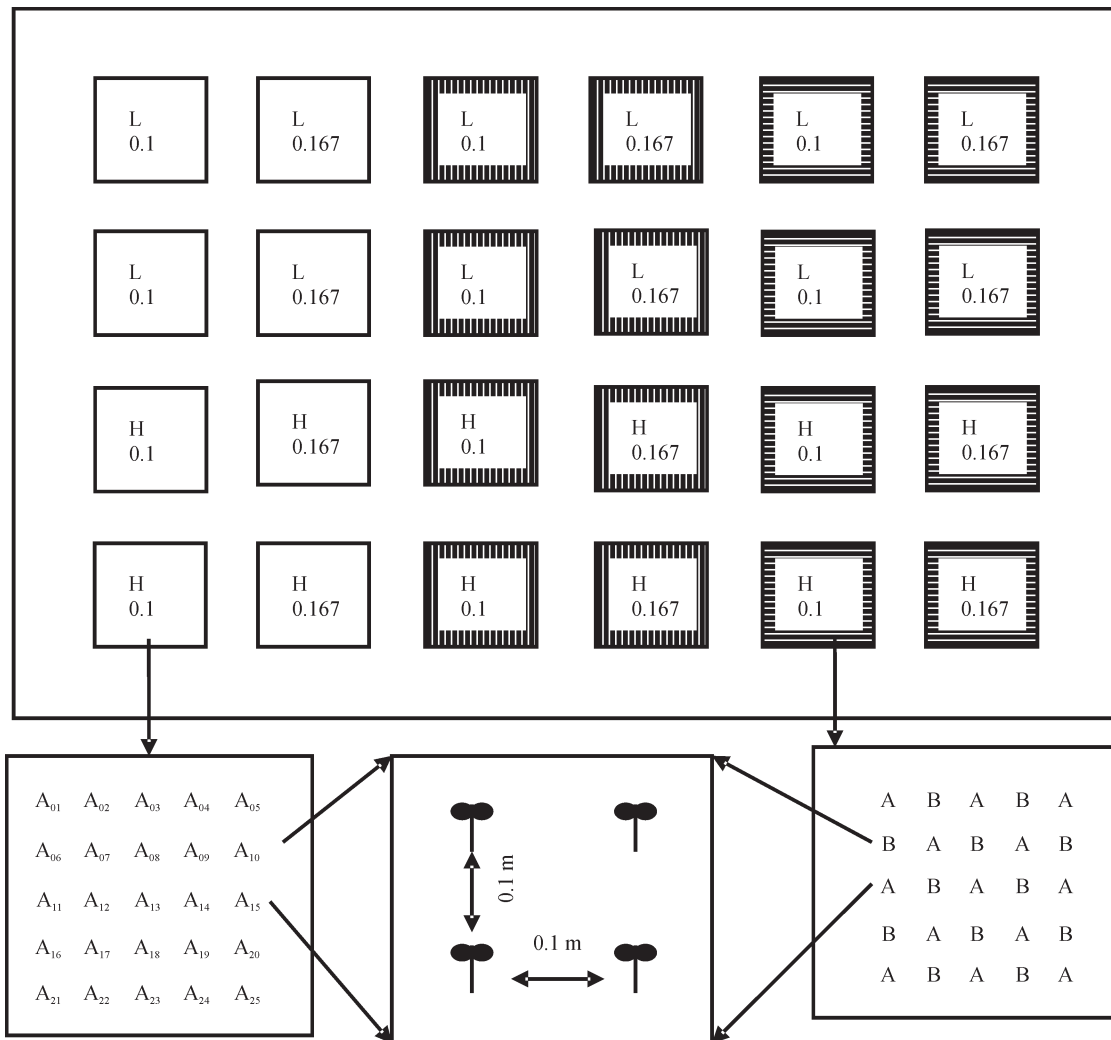


图 1 试验方案示意图。空白框：亲缘组；竖条框：非亲缘组；横条框：陌生组；L：低营养；H：高营养；0.1 和 0.167：种植间距(m)；A<sub>1</sub>~A<sub>25</sub>：同穗谷子种子；A：混合谷子种子；B：混合糜子种子。

Fig. 1 Diagram of experiment design. Blank box: Kin group; Vertical bars box: Non-kin group; Stripes box: Stranger group; H: High soil nutrient level; L: Low soil nutrient level; 0.1 and 0.167: Plant spacing (m); A<sub>1</sub>~A<sub>25</sub>: Seeds from the same mother plant of *Setaria italica*; A: Mixed seeds of *S. italica*; B: Mixed seed of *Panicum miliaceum*.

别于谷子的其他植物(以糜子作为陌生株)。谷穗于上一年收集自山西省长治市的一处谷子种植区。随机挑选4个较大谷穗,每个谷穗作为两个亲缘株种植小区的种子库,以此产生4个亲缘、各2个重复的亲缘株种植小区。从上述同一种植区内随机选出的30个谷穗进行混合,作为非亲缘株种植小区的谷子种子库。陌生株种植小区采用谷子和糜子间作(奇数株为谷子,偶数株为糜子),其中谷子的种子来自30个谷穗的混合种子库,糜子种子来源于黑龙江省哈尔滨—糜子种植区的混合种子。

**种植密度** 参考刘恩魁等<sup>[25]</sup>和杨艳君等<sup>[26]</sup>提出的最大谷子产量的最佳种植密度,设定高密度为100 ind. m<sup>-2</sup>,即每小区25株,植株间距0.1 m;低密度为36 ind. m<sup>-2</sup>,即每小区9株,植株间距0.167 m。

**种植管理** 2014年5月29日进行穴播,每穴2~3粒种子,同时在实验区空白地播种同穗、不同穗的谷子种子和糜子种子以备早期补苗。出苗两个星期后,实施间苗及补苗。在每小区,根据不同种植密度设计,保留25或9株等间距的植株。7月7日进行高、低养分施肥处理。在试验过程中,定期观察并记录植株生长情况,及时除去杂草。在土壤缺水时,及时浇水。在种子成熟前,在实验地搭建棚架,加盖防鸟网。

**土壤养分** 依据杨艳君等<sup>[26]</sup>提出的谷子种植的最适宜氮肥用量,设定高土壤养分处理为每小区追施尿素6 g,即氮11.2 g m<sup>-2</sup>。在谷子灌浆期至抽穗初期进行施肥。施肥前先将尿素溶解于1.5 L水中,再均匀喷洒到植株基部。对于低土壤养分处理的小区,同时喷洒等量的水。

**收获和指标测量** 2014年9月17日收获所有植株。收获时,尽最大可能保持地上部分和地下根系完整。植株自然风干后,从茎基部剪断,测量株高(Height, H)、穗长(Ear length, EL)。将植株分成根、茎、叶、花柄(连接穗最后一段茎)、穗,烘干至恒重,测量各部分生物量。由于谷穗上种子过多,难以直接一一查数,故先查数穗轴上总分枝数,然后从穗基部、中部和尾部分别随机抽取1分枝,计算各分枝的小穗数,进而估算谷穗上种子总数量。随机选取谷子种子1000粒,计算单粒种子重量,从而得到单株谷子所结的种子生物量(Seed biomass, SB)。称量去除种子后谷子空穗生物量。繁殖生物量(Reproduction biomass, RB)是花柄生物量、种子生物量和空穗生物量之和。营养生物量(Vegetative

biomass, VB)是叶生物量和茎生物量之和。地上总生物量(Total above-ground biomass, TAB)包括了繁殖生物量和营养生物量。同时计算净繁殖生物量分配(Net reproduction biomass allocation, NRBA):  $NRBA=SB/RB$ ; 种子生物量分配(Seed biomass allocation, SBA):  $SBA=SB/TAB$  和营养生物量分配(Vegetative biomass allocation, VBA):  $VBA=VB/TAB$ 。

### 1.3 数据处理

采用三因素方差分析来检验邻株身份、种植密度和土壤养分水平的交互作用对谷子地上生物量分配的影响。为了使数据满足方差齐性,对穗长和地上部分总生物量的数据进行了自然对数转换。对谷子地上性状有显著影响的因素,采用独立样本 $t$ 检验,在 $P<0.05$ 的水平上,比较不同处理间的差异。所有数据均采用SPSS 17.0软件进行处理。

## 2 结果和分析

### 2.1 邻株身份对谷子地上部分生物量分配的影响

邻株身份显著影响谷子净繁殖生物量分配、种子生物量分配和营养生物量分配(表1)。谷子的净繁殖生物量分配为亲缘组>陌生组>非亲缘组,且各处理间差异显著(图2:A)。亲缘组谷子的种子生物量分配与陌生组相比无显著差异,但均显著大于非亲缘组(图2:B)。亲缘组和陌生组的营养生物量分配无显著差异,但与非亲缘组相比均显著降低(图2:C)。

### 2.2 种植密度和邻株身份对谷子地上部分生物量分配的影响

种植密度和邻株身份的交互效应对谷子的穗长、净繁殖生物量分配、种子生物量分配和营养生物量分配有显著影响(表1)。在低种植密度条件下,不同邻株处理间的谷子穗长、净繁殖生物量分配、种子生物量分配、营养生物量分配均无显著差异(图3)。在高种植密度条件下,亲缘组的谷子穗长、净繁殖生物量分配、种子生物量分配最大,且与非亲缘组间均差异显著(图3:A~C),仅与陌生组的净繁殖生物量分配差异显著(图3:A~C)。在高种植密度条件下,亲缘组的谷子营养生物量分配显著小于非亲缘组,但与陌生组间差异不显著(图3:D)。

表 1 邻株身份、种植密度、土壤养分的交互效应对谷子地上生物量分配的方差分析

Table 1 Variance analysis between interactions of neighbor identity, plant density, soil nutrient and aboveground biomass allocation of *Setaria italica*

变异来源 Source	df	H		EL		TAB		NRBA		SBA		VBA	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
D	1	16.50	0.000	27.86	0.000	37.51	0.000	0.01	0.908	0.58	0.447	1.17	0.281
SN	1	1.05	0.307	66.31	0.000	11.44	0.001	0.10	0.754	20.92	0.000	21.70	0.000
NI	2	0.27	0.767	1.14	0.324	1.53	0.222	13.31	0.000	10.28	0.000	7.49	0.001
D×SN	1	1.32	0.252	0.48	0.489	1.56	0.214	5.92	0.017	0.10	0.754	0.29	0.592
D×NI	2	0.98	0.378	4.73	0.010	2.33	0.102	9.01	0.000	7.58	0.001	3.13	0.047
SN×NI	2	0.91	0.405	0.14	0.870	0.79	0.457	0.35	0.703	6.06	0.003	6.26	0.003
D×SN×NI	2	2.86	0.061	2.67	0.073	0.27	0.765	0.38	0.682	2.93	0.058	4.56	0.013

H: 株高; EL: 穗长; TAB: 地上部分总生物量; NRBA: 净繁殖生物量分配; SBA: 种子生物量分配; VBA: 营养生物量分配; D: 密度; SN: 土壤养分; NI: 邻株身份。

H: Height; EL: Ear length; TAB: Total above-ground biomass; NRBA: Net reproductive biomass allocation; SBA: Seed biomass allocation; VBA: Vegetative biomass allocation; D: Density; SN: Soil nutrient; NI: Neighbor identity.

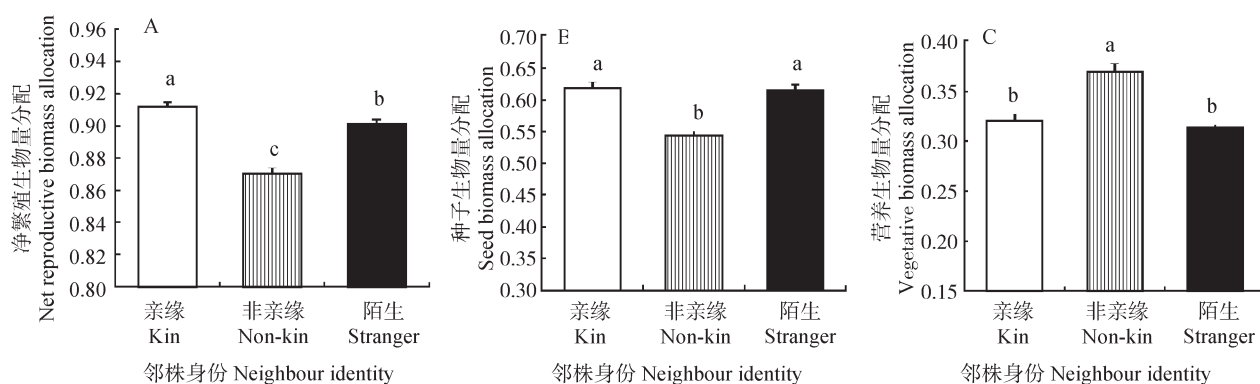


图 2 邻株身份对谷子地上部分生物量分配的影响。柱上不同字母表示差异显著。

Fig. 2 Effect of neighbor identity on above ground biomass allocation of *Setaria italica*. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

亲缘组谷子净繁殖生物量分配、种子生物量分配显著增加,而非亲缘组净繁殖生物量分配显著降低,陌生组净繁殖生物量分配,陌生组、非亲缘组种子生物量分量在高、低种植密度条件下均无显著差异。随着种植密度增加,亲缘组谷子的营养生物量分配显著降低,而非亲缘组和陌生组谷子的营养生物量分配在不同种植密度条件下没有显著差异(图 3: D)。

### 2.3 土壤养分水平和邻株身份对谷子地上部分生物量分配的影响

谷子的种子生物量分配和营养生物量分配在土壤养分水平和邻株身份的共同作用下呈现显著差异(表 1)。当土壤养分水平增加时,亲缘组谷子的种子生物量分配显著增加,而非亲缘组或陌生组

谷子间无差异,且在高土壤养分水平条件下,亲缘组谷子的种子生物量分配显著大于非亲缘组,但与陌生组间没有显著差异(图 4: A)。当谷子以亲缘株为邻时,其营养生物量分配随着土壤养分水平增加显著降低,而非亲缘组或陌生组间没有显著差异。在高土壤养分水平条件下,亲缘组谷子的营养生物量分配也显著小于非亲缘组,且略小于陌生组(无显著差异)(图 4: B)。

## 3 讨论

植物将更多的生物量分配给繁殖器官通常是以降低竞争器官的生物量分配为代价的,由此必将削弱邻株间的相互干扰,这种分配策略也可以解释

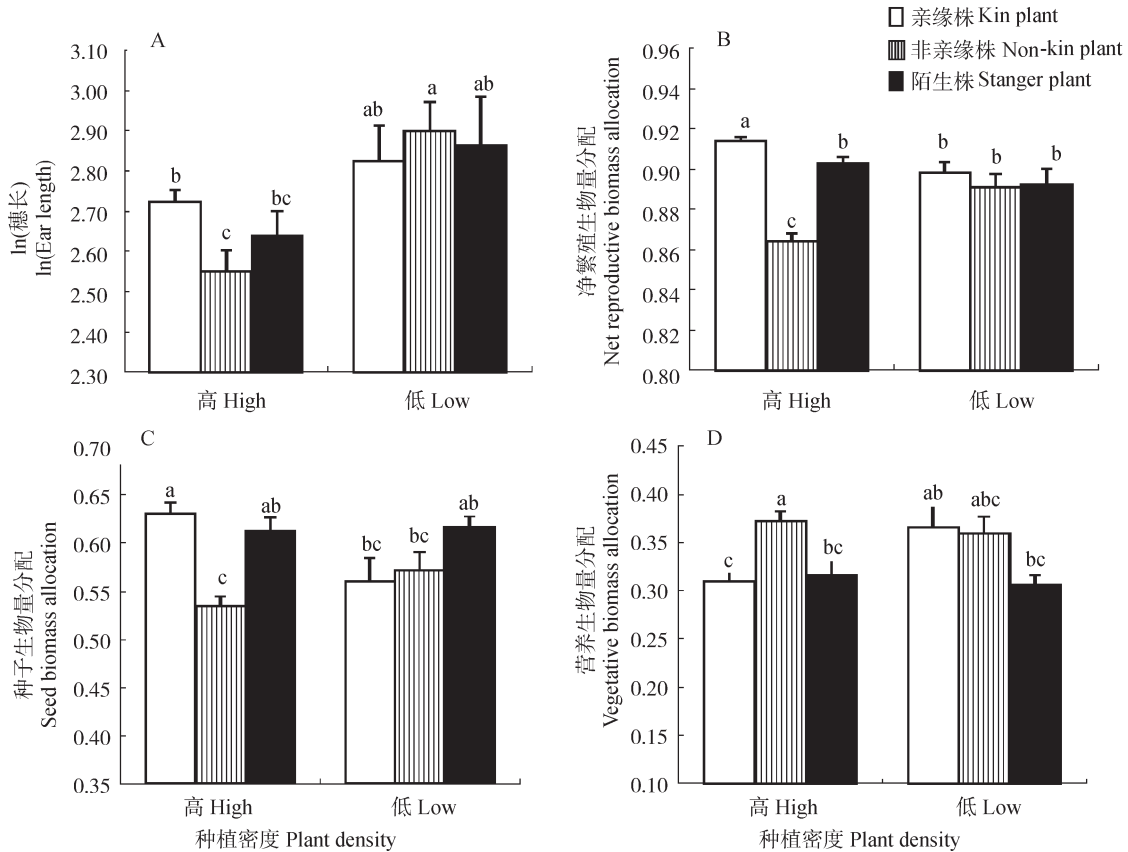


图 3 种植密度和邻居身份对谷子地上生物量分配的交互影响。柱上不同字母表示差异显著。

Fig. 3 Interaction effects of plant density and neighbor identity on above ground biomass allocation of *Setaria italica*. Different letters indicate significant differences at 0.05 level.

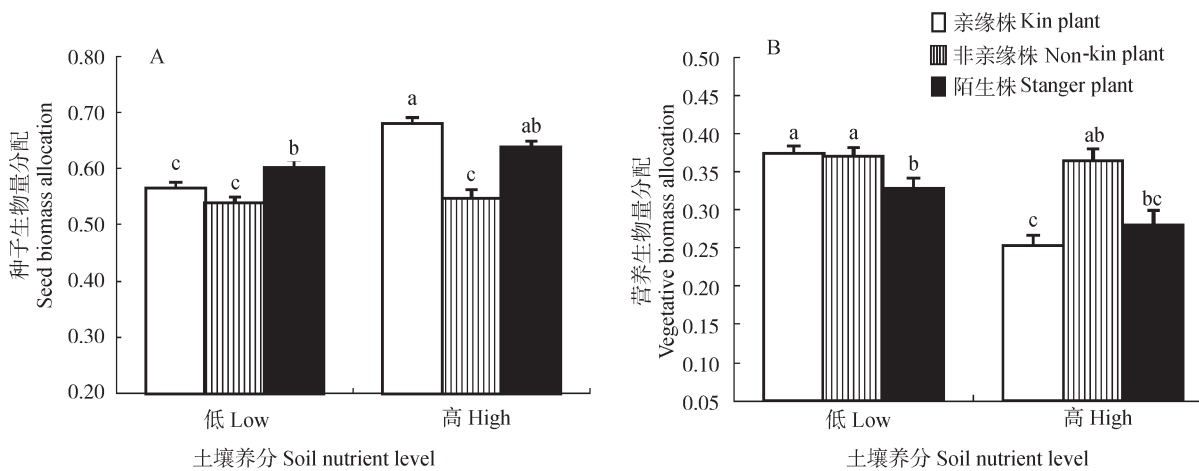


图 4 土壤养分水平和邻居身份对谷子地上生物量分配的交互影响。柱上不同字母表示差异显著。

Fig. 4 Interaction effects of soil nutrient level and neighbor identity on aboveground biomass allocation of *Setaria italica*. Different letters indicate significant differences at 0.05 level.

为一种植株间的合作行为<sup>[4]</sup>。此前的研究结果表明，当白车轴草和 *Ipomoea hederacea* 分别与亲缘株为邻时，各自的种子生物量分配都增加<sup>[14-15]</sup>。本研究中谷子也表现出了亲缘合作关系：相比于谷子与非

亲缘株为邻的情况，与亲缘株为邻的谷子的种子生物量分配和净繁殖生物量分配显著增加，而营养生物量分配显著减少。由此推断谷子能够识别邻株身份，并表现出亲缘互助。

然而,在本研究中,亲缘组和陌生组谷子的种子生物量分配和营养生物量分配均无显著差异。由于陌生组的谷子和糜子植株大小差异较大(谷子平均高度 115.79 cm,糜子平均高度 74.52 cm,  $P < 0.001$ , 未发表数据),植株大小的差异性可能影响竞争结果,其中个体大的植株可能占据优势<sup>[9]</sup>。陌生组谷子的生物量分配在邻株身份和种植密度以及邻株身份和土壤养分水平的交互处理中与亲缘组差异较小。生态位分化假说认为,基因相似性较大的植物间会更多地表现出相互竞争关系<sup>[17]</sup>,即亲缘相近的植物间,由于其生态位上的相似性,将会产生更激烈的竞争,进而导致公共地悲剧<sup>[27-28]</sup>。File 等提出,在植物中,竞争、生态位分化和亲缘选择可以同时发生<sup>[17]</sup>。本研究中的谷子和糜子地上、地下部分的形态学差异使得它们生态位的重叠减少,从而减少了彼此间的竞争,从而导致陌生组谷子和亲缘组相似,均比非亲缘组谷子投资更多生物量到繁殖部分。在本研究的亲缘组中,可能是亲缘选择机制在起主导作用,而非亲缘组中的谷子主要面临竞争作用。另外,间作本身也有利于提高谷子产量<sup>[29]</sup>,这也可能是本研究中陌生组谷子有较高的种子生物量分配和净繁殖生物量分配一个原因。

研究表明,植物的亲缘识别能力受种植密度制约<sup>[15]</sup>。本研究在一定程度上也印证了这一观点,在较高种植密度条件下,不同的邻株身份处理间生物量分配才表现出显著差异。在种植密度较高时,亲缘组谷子的繁殖表现显著超过非亲缘组。植物因所受邻株竞争强度的不同,其亲缘识别能力表现也会有所不同<sup>[15]</sup>。通常,随着种植密度提高,植物地上和地下部分对资源的竞争也在增强,而本研究中,亲缘组谷子营养生物量分配随着种植密度增加却显著降低了。这表明亲缘组谷子可以响应种植密度的增加,减少彼此间的干扰或竞争,这和亲缘选择理论也是一致的。

迄今在植物亲缘识别研究中,几乎没有涉及不同水平的土壤养分处理。土壤养分可利用性决定了植物的生长<sup>[23]</sup>,因此土壤养分也可能影响植物的亲缘识别能力。本研究结果表明谷子对邻株身份的识别可能只在土壤养分较好的情况下发生。而相关研究也表明,亲缘识别能力可能受到环境条件的选择,在恶劣的环境条件下,个体应该尽最大可能增加自身的适合度,而具有代价的利他行为可能是不利的<sup>[24]</sup>。本文的研究结果在一定程度上印证

了这一说法。本文的这一研究结果对于谷子的经营实践可能有直接的借鉴价值,即在较肥沃的土壤中,将谷子与其亲缘植株一起以一定密度进行种植,可能获得更大的经济产量。

亲缘识别在 *Cakile edentula*、拟南芥、*Ipomoea hederacea* 和 *Impatiens pallida* 等植物中已有报道<sup>[1,9-11,14]</sup>。本研究首次报道了作为主要农作物的谷子也具有识别亲缘邻株的能力,且其识别亲缘邻株的能力受到种植密度和土壤养分水平的影响或调节。根据作物的亲缘识别能力,可以对其种植模式进行适当改进以达到增产的效果。亲缘识别能力在其他作物中是否普遍存在还有待进一步研究。

### 参考文献

- [1] Dudley S A, File A L. Kin recognition in an annual plant [J]. *Biol Lett*, 2007, 3(4): 435-438.
- [2] Dudley S A, Murphy G P, File A L. Kin recognition and competition in plants [J]. *Funct Ecol*, 2013, 27(4): 898-906.
- [3] Milbau A, Reheul D, De Cauwer B, et al. Factors determining plant-neighbour interactions on different spatial scales in young species-rich grassland communities [J]. *Ecol Res*, 2007, 22(2): 242-247.
- [4] 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.
- [5] Zhang D Y, Sun G J, Jiang X H. Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis [J]. *Field Crops Res*, 1999, 61(2): 179-187.
- [6] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour I [J]. *J Theor Biol*, 1964, 7(1): 1-16.
- [7] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour II [J]. *J Theor Biol*, 1964, 7(1): 17-52.
- [8] Axelrod R, Hamilton W D. The evolution of cooperation [J]. *Science*, 1981, 211(4489): 1390-1396.
- [9] 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.
- [10] Murphy G P, Dudley S A. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2009, 96(11): 1990-1996.
- [11] 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.
- [12] Fang S Q, Clark R T, Zheng Y, et al. Genotypic recognition and spatial responses by rice roots [J]. *PNAS*, 2013, 110(7): 2670-2675.
- [13] Milla R, Del Burgo A V, Escudero A, et al. Kinship rivalry does not trigger specific allocation strategies in *Lupinus angustifolius*

- [J]. *Ann Bot*, 2012, 110(1): 165–175.
- [14] Biernaskie J M. Evidence for competition and cooperation among climbing plants [J]. *Proc Biol Sci*, 2011, 278(1714): 1989–1996.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] Chen B J W, Daring H J, Anten N P R. Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants [J]. *Plant Sci*, 2012, 195: 157–167.
- [19] Biedrzycki M L, Bais H P. Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(15): 4123–4128.
- [20] Weiner J. Ecology: The science of agriculture in the 21<sup>st</sup> century [J]. *J Agri Sci*, 2003, 141(3/4): 371–377.
- [21] Kiers E T, Denison R F. Inclusive fitness in agriculture [J]. *Phil Trans R Soc B*, 2014, 369(1642): 20130367.
- [22] Schenk H J. Root competition: Beyond resource depletion [J]. *J Ecol*, 2006, 94(4): 725–739.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Liu E K, Duan X S, Liu H X, et al. The analysis of quantitative relationships between the planting density and yield in spring foxtail millet [J]. *Chin Agri Sci Bull*, 2013, 29(30): 118–123. 刘恩魁, 段喜顺, 刘红霞, 等. 春谷种植密度与产量的数量关系及其分析 [J]. *中国农学通报*, 2013, 29(30): 118–123.
- [26] Yang Y J, Wang H F, Guo P Y, et al. Effects of fertilization and density on photosynthetic characteristics and yield of hybrid foxtail millet [J]. *Plant Nutr Fert Sci*, 2013, 19(3): 566–576. 杨艳君, 王宏富, 郭平毅, 等. 施肥和密度对张杂谷5号光合特性及产量的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(3): 566–576.
- [27] Hardin G. The tragedy of the commons [J]. *Science*, 1968, 162(3859): 1243–1248.
- [28] Hardin G. Extensions of “The Tragedy of the Commons” [J]. *Science*, 1998, 280(5364): 682–683.
- [29] Tiritan C S, Santos D H, Minutti C R, et al. Bromatological composition of sorghum, millet plant and midget-guandu at different cut times in intercropping and monoculture [J]. *Acta Sci-Agron*, 2013, 35(2): 183–190.