

冠层温度多态性小麦的性状特征

张嵩午,王长发,冯佰利,张 宾,郝彦宾

(西北农林科技大学,杨凌 712100)

摘要:冷型小麦的冠层温度(体温)和对照品种相比具有持续偏低(或相当)的特征,暖型小麦的冠层温度则具有持续偏高的特征。一般小麦材料和生产上使用的大多数品种与上述特征有异,其冠层温度突出地表现为多态性,即有的年份温度高低不一,有明显波动;有的年份温度持续偏低,似冷型小麦;有的年份温度持续偏高,似暖型小麦。与此类小麦的温度多态性相伴随,其它一些重要性状也有较明显的多态性表现,即在环境优良、环境指数较高时,它们的叶片功能期、蒸腾速率、净光合速率和籽粒饱满指数等重要性状趋向于代谢功能较好的冷型小麦;在环境恶劣、环境指数较低时,它们的上述性状则趋向于代谢功能较差的暖型小麦。这类小麦性状随环境条件的明显摆动构成了长期以来小麦产量不稳的生态生理基础。欲使小麦产量稳步上升,转换小麦温度型,逐步实现品种冷性化是条有希望的途径。

关键词:小麦;环境条件;性状;多态性

The Specific Characteristics of Wheat With Polymorphic Canopy Temperature

ZHANG Song-Wu, WANG Chang-Fa, FENG Bai-Li, ZHANG Bin, HAO Yan-Bin
(Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1414~1419.

Abstract: Studies show that there exists a difference of canopy temperature (plant temperature) among different wheat genotypes in locations characterized by the completely identical climatic, soil and cultural conditions of any agro-ecological regions. Wheat varieties whose canopy temperatures are close to or consistently lower than that of check variety, being the dominant one in the region for a long time during kernel filling and maturing period are named as cold-type wheat; while wheat varieties whose canopy temperature are consistently higher than that of check variety are named as warm-type wheat. Some important characteristics of cold-type wheat are distinctly different from and superior to those of warm-type wheat. The differences of canopy temperature and biological characteristics between cold-type wheat and warm-type wheat are significant and they all show clear monomorphism. Wheat materials and most cultivars are different from cold-type wheat and warm-type wheat and they show strikingly polymorphism in canopy temperature, that is to say, there are canopy temperature fluctuation, consistently lower canopy temperature like cold-type wheat and consistently higher canopy temperature like warm-type wheat in different years. The polymorphism of canopy temperature goes well with the polymorphism of other important characteristics, such as leaf functional duration, transpiration rate, net photosynthetic rate and kernel plumpness index, etc. The state closely relates to the environmental conditions especially weather conditions, and not occurs stochastically. The environmental conditions can be evaluated by environmental index. Environmental index for kernel filling and maturing period in one year can be estimated by the mean 1000-kernel weights of the wheat materials used in the trials every year, and the environmental conditions

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39870477,30070150)

收稿日期:2001-02-03;修订日期:2002-06-04

作者简介:张嵩午(1940-),男,山西五台人,教授。主要从事作物生理生态和农业气候研究。E-mail: coldwheat@hotmail.com

are measured in 5 levels according to the variability of the environmental index. The frequencies of leaf functional duration, depauperation of transpiration rate, depauperation of net photosynthetic rate, and kernel plumpness index of wheat materials and most cultivars above-mentioned close to those of cold-type wheat, were 71%, 67%, 67% and 46% respectively, in a production year with good weather conditions and high environmental index; while in a production year with very poor weather conditions and low environmental index, the frequencies declined greatly to only 46%, 37%, 16% and 19%, respectively. On the contrary, the frequencies of above-mentioned traits of the same wheat materials close to those of warm-type wheat were significantly lower than those of the materials close to those of cold-type wheat in a production year with advantageous weather conditions (11%, 33%, 33% and 15%), while in a production year with very poor weather conditions, the frequencies rose greatly to 40%, 63%, 84% and 48%, respectively. That is to say, characteristics of wheat materials and most cultivars tend to those of cold-type wheat with strong metabolic functions under advantageous environmental conditions and tend to those of warm-type wheat with weak metabolic functions under very poor environmental conditions. The obvious variations of characters of wheat may be the most important biological reason resulting in the strong fluctuation of the yield of most wheat cultivars with weather variations for a long time. To improve wheat temperature types may be an important approach to obtain high and stable yield, that is to say, breeding cold-type wheat varieties in batches gradually and replacing old wheat cultivars, which vary intensely in characters and are widely adopted in wheat production, and making canopy temperature and characteristics of all wheat varieties to get typical characteristics of cold-type wheat. A great lot of work must be done in order to achieve this.

Key words:wheat; environmental conditions; characters; polymorphism

文章编号:1000-0933(2002)09-1414-06 中图分类号:Q948,S181,S512.1 文献标识码:A

在任一农业生态地区,且气候背景、土壤条件、栽培措施完全相同的一个小尺度范围内,不同基因型小麦的冠层温度(体温)存在差异已陆续有一些报道^[1~3]。为了揭示这一现象的本质并和品种选育及生产上的应用紧密结合起来,人们提出了温度型的概念,并对冷型和暖型小麦进行了较深入的研究^[4,5]。所谓冷型小麦是指整个灌浆成熟期间(开花至成熟,下同),冠层温度与当地生产上长期起骨干作用的对照品种相比较,相当或持续偏低的小麦;所谓暖型小麦则指上述期间与对照品种相比持续偏高的小麦。结果表明,关于冷型和暖型小麦的冠层温度以及其它一些重要性状都具有较明显的单态性,即不论各年天气如何,冷型小麦的冠层温度与对照品种相比总表现为持续偏低(或相当),暖型小麦则总表现为持续偏高;与之相伴随的一些重要内、外性状,冷型小麦较为优良,而暖型小麦则明显逊色。虽然该两类小麦的性状反差很大,但它们的各自状态都较单一,未发现异常波动。自然界中冷型和暖型小麦材料并不普遍,尤其冷型材料更不多见,因而,对于一般小麦材料及生产上使用的大多数品种来说其性状处于何种状态,是否也具有单态性的特征,这自然引起了人们的兴趣和关注,下面就围绕此问题展开分析。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验自 1984 年起,持续至今。试验地位于渭河谷地头道塬的西北农林科技大学农作试验站,属黄淮平原冬麦区,为暖温带半湿润气候。

参试材料(含品种、品系、家系、亲本等)前后数以百计,但最具代表性的小麦材料则相当稳定。这些材料是:冷型小麦 901、陕 229 和小偃 6 号,暖型小麦 NR9405、9430~5 和偃师 9 号,非冷非暖的其它小麦(暂称为第 3 类小麦)是以商 188、信义 2 号和 84(加)79 等为代表的 11 个材料,其中小偃 6 号长期以来在当地生产上具有优异数据属冷型小麦,又是对照品种。试验区的种植规格是:前作为空茬,随机区组排列,重复 4 次;每小区 7 行,行长 2.67m,行距 0.25m,株距 0.03m,于 10 月上旬开沟带尺点播;按黄淮麦区品种比

较试验的要求管理。

1.2 观测记载

对参试材料的生长发育状况进行了观测记载,尤其对功能叶的功能期、蒸腾速率、净光合速率和籽粒的充实状况进行了长期测定。叶片蒸腾速率和净光合速率用 LI-6400 型光合测定仪测定;籽粒饱满指数则用容量瓶注水法分别测得鲜粒最大体积和成熟晒干籽粒体积,然后计算求得。同时,还对参试材料的冠层温度进行了长期、系统观测,观测时间为晴天的 13:00~15:00 各材料冠层温度差异最明显时为主,按农田小气候观测的对称法进行。所用仪器为 BAU-I 型红外测温仪,该仪器的分辨率为 0.1℃,测量精度为常温±0.2℃,响应时间 2~3s,视场角 5°。上述各种测定均以对籽粒形成及充实有关键意义的灌浆成熟期为重点,因而,下文分析亦主要围绕这一时期进行。

2 结果与分析

2.1 冠层温度的态性

据 1996~1999 年资料,绘出灌浆成熟期间冠层温度依日序变化图。所谓日序指观测日的顺序,每相邻两次观测相隔 2 日左右。冷型、暖型和第 3 类小麦分别选用具代表性的 901、NR9405 和商 188,对照品种是小偃 6 号。绘图时,以小偃 6 号为基准,首先绘出穿越温差轴 0.0℃ 并与日序轴平行的基准线,然后依日序将各种小麦材料与对照相比的冠层温差点落于图上(图 1)。

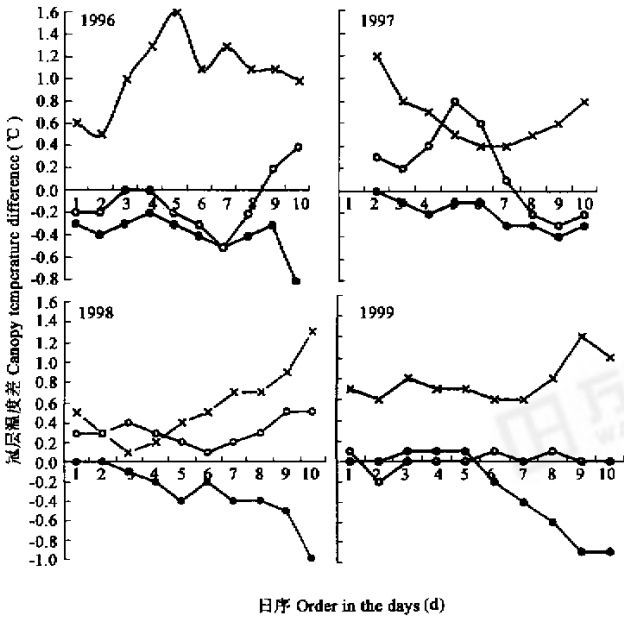


图 1 灌浆成熟期间冠层温度的变化

Fig. 1 Variation of canopy temperature during milk-filling
—●— 901 —x— NR9405 —○— 商 188 Shang 188

从图 1 看出,连续 4a 各种小麦材料冠层温度的变化较鲜明地显示了自己的特点。冷型小麦 901 的温度和对照小偃 6 号相比,基本持续偏低(1999 年稍有不同,其结实前期和对照相当接近,余下时段则明显偏低);暖型小麦 NR9405 全部明显偏高;第 3 类材料商 188 的温度变化则要复杂得多,1996 年为前低后高(暖尾);1997 年为前高后低(冷尾),1998 年全高,似暖型小麦;1999 年围绕温度基准线有微弱波动,和对照相当,似冷型小麦。上述变化说明,冷型和暖型小麦在温度界限上泾渭分明,即前者比对照偏低(或相当),

后者则一律偏高,从这个意义上说,它们的温度状态受着温度基准线的严格约束,较为单调。而第 3 类小麦则大相径庭,不但有冷型态、暖型态,且还出现了对温度基准线向上、向下的明显穿越,其变化的多样性是冷型和暖型小麦难望其项背的,充分显示了其多态性的特点。更有意思的是,这种多态性的出现并不随意,而是受着环境条件的显著影响,即当环境优良时,第 3 类小麦表现为冷型小麦温度特征的比例明显升高;当环境恶劣时,表现为暖型小麦温度特征的比例则显著上升,出现了在两极——冷型和暖型小麦温度状态间的摆动。据研究知^[6],冠层温度是环境条件和小麦本身生物学特性相结合的产物,是植株内所进行的复杂代谢过程的反映,因而,第 3 类小麦温度的多态性应在其它一些重要性状上留有印迹,下面就此问题进行较深入的分析。

2.2 一些重要性状的变化

下面的分析采用了 1991~1999 年前述 3 个冷型小麦、3 个暖型小麦和 11 个第 3 类小麦共 21 个试验的数据。环境的优劣用环境指数^[7]表示。本试验是在一稳定地点连续多年进行的,土壤肥力和栽培措施基本相同,但天气条件变化很大,一般年、优良年和恶劣年交替出现,因而,所谓环境的变化即主要指天气条件的变化。这里用每年参试材料千粒重的平均数作为该年灌浆成熟期的环境指数,并依据当地的气候特点界定:环境指数变率 $-4.5\% \sim +4.5\%$ 为一般年; $>+4.5\%$ 为优年; $>+9.5\%$ 为很优年; $<-4.5\%$ 为劣年; $<-9.5\%$ 为很劣年。1995、1997 年的环境指数是近 20a 来最高的,前后分别达到“优”(环境指数变率为 $+7.8\%$)和“很优”(环境指数变率为 9.7%)的水平,其环境条件的特点是小麦生长前、中期降水正常,而灌浆成熟期间日照异常充分,后期综合生长条件甚优;1996、1998 年的环境指数很低,其前后的等级是“很劣”(环境指数变率为 -9.6%)和“劣”(环境指数变率为 -4.6%),为近 20a 来罕见,其环境条件的特点是灌浆成熟期间阴雨连绵,低温、多湿、寡照,使灌浆成熟大受影响。下面的分析就以 1995、1997 年作为典型环境优良年,1996、1998 年作为典型环境恶劣年展开。

2.2.1 叶片功能期 小麦灌浆成熟期间,保持功能叶片较长的功能期一向受到人们的重视,它是叶源活力较强的重要标志。这里用开花至叶片枯亡持续日数与开花至籽粒成熟持续日数的百分比表示,比值大者,活力好、持续时间长,否则活力差、持续时间短。图 2、图 3 反映了具代表性的第 3 类小麦材料商 188 在环境优良年和环境恶劣年旗叶、倒 2 叶和倒 3 叶的功能期状态。

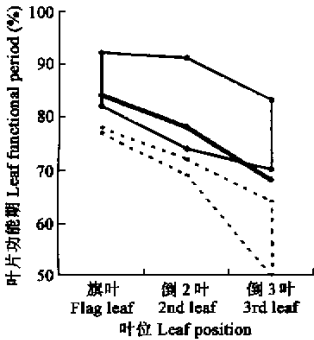


图 2 环境优良年商 188 的叶片功能期(1997)

Fig. 2 Leaf functional periods of Shang 188 in the good year with environmental conditions

—商 188 Shang 188

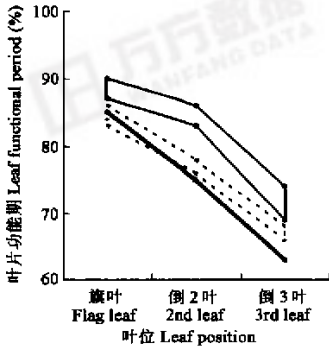


图 3 环境恶劣年商 188 的叶片功能期(1998)

Fig. 3 Leaf functional periods of Shang 188 in the very bad year with environmental conditions

—商 188 Shang 188

在图 2、图 3 中,实线所围多边形表示前述 3 个冷型小麦 3 片功能叶功能期的变化范围,虚线所围多边形表示前述 3 个暖型小麦 3 片功能叶功能期的变化范围。由图 2、图 3 看出,无论环境优良年还是恶劣年,冷型小麦变化区均在暖型小麦变化区的上方,这表明,冷型小麦叶片功能期总是优于暖型小麦,这已反复

得到证明。再看第 3 类小麦中的商 188, 优良年时, 其 3 片功能叶的功能期明显位于暖型小麦变化区上方, 基本处于冷型小麦变化区内; 而在恶劣年, 不但旗叶跌入暖型小麦变化区, 且倒 2 叶和倒 3 叶比暖型区降得更低, 出现了叶片功能期随年型的明显波动。据对前述 11 个第 3 类小麦材料统计, 优良年时, 3 片功能叶的平均加权功能期达到冷型小麦水平的品次(品种次数)高达 71%, 而恶劣年却大幅降至 46%; 和暖型小麦水平相同者, 优良年仅为 11%, 恶劣年则猛升至 40%。由此看出, 第 3 类小麦的叶片功能期存在 3 种状态, 即冷型态、暖型态和介于冷暖之间的中间态, 且随环境指数的变化在冷型小麦和暖型小麦的叶片功能期这两极间明显摆动, 即环境好时趋向于冷型小麦, 环境差时趋向于暖型小麦。

2.2.2 叶片蒸腾速率的衰减 蒸腾是植物体散失水分的一种重要方式, 不但和碳代谢、氮代谢、活性氧代谢等多种代谢过程紧密相连, 且是造成冠层温度高低的直接原因之一, 即蒸腾持续时间长且较强时, 有利于冠层变冷, 反之则有利于冠层变暖。在灌浆成熟期间, 各种类型小麦的蒸腾速率均随时间推移而逐渐减弱, 其中冷型小麦蒸腾持续时间最长且减弱慢, 而暖型小麦则与此相反, 不但持续时间较短且减弱较为迅速, 一般来说, 从灌浆结实的中、后期起, 其蒸腾速率就低于冷型小麦, 有时甚至从开花期起就比之较弱, 一直持续到成熟, 这些统列入衰减迅速之列。第 3 类小麦的蒸腾状况用旗叶、倒 2 叶和倒 3 叶蒸腾速率的加权平均值说明之(图 4)。

从图 4 看出, 在环境优良年, 蒸腾速率的变化与冷型小麦相同者的频率占到第 3 类小麦试验品次的 67%, 衰减迅速与暖型小麦相同者的频率明显较低, 为 33%; 而在环境恶劣年, 与冷型小麦相同者的频率大幅降至 37%, 而衰减迅速与暖型小麦相同者的频率则很快升至 63%。很明显, 第 3 类小麦在蒸腾速率的变化上亦表现为多种状态, 不象冷型小麦衰退慢、暖型小麦衰退快那样单纯, 这种变化和前述温度的多态性十分呼应。

2.2.3 叶片净光合速率的衰减 叶片净光合速率更加受到关注, 因为籽粒库充实的饱满与否主要受着叶片净光合状态的左右, 而净光合速率则是反映这种状态的较好参数。在灌浆成熟期间, 各种类型小麦叶片净光合速率亦随成熟期临近而趋于减弱, 其中冷型小麦减弱较慢, 从而能为籽粒库的填充提供强劲的物质流; 暖型小麦减弱较快, 其减弱状况与暖型小麦叶片蒸腾速率的变化十分相似, 这使干物质制造和输出的能力明显不足, 尤其后期更为突出, 这往往成为暖型小麦籽粒不饱满的主因。第 3 类小麦的净光合状态用图 5 说明, 净光合速率为旗叶、倒 2 叶和倒 3 叶的加权平均值。

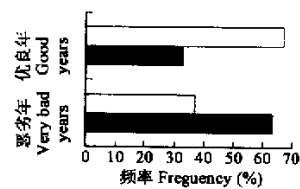


图 4 不同年型下叶片蒸腾速率衰减频率

Fig. 4 Frequency of depauperation of leaf transpiration rate in the different year kinds

□ 衰减缓慢 Slow in depauperation ■ 衰减迅速 Fast in depauperation

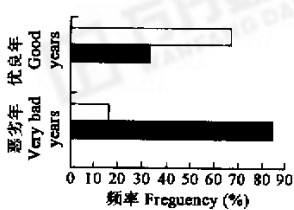


图 5 不同年型下叶片净光合速率衰减频率

Fig. 5 Frequency of depauperation of net photosynthetic rate in the different year kinds

图例同图 4 Legend is the same as fig. 4

从图 5 看出, 在环境优良年, 净光合速率衰减缓慢且与冷型小麦相同者的频率为 67%, 而衰减迅速且与暖型小麦相同者的频率为 33%; 在环境恶劣年, 衰减缓慢者的频率大幅降至 16%, 而衰减迅速者的频率引人注目地升至 84%, 较之蒸腾速率不同年型的对比还要强烈。由上述分析可知, 第 3 类小麦在净光合速率的衰减上亦有多种状态, 且随环境条件优、劣年的交替出现在了冷型和暖型小麦净光合状态之间的明显摆动, 这可能是长期以来生产上所用大多数品种因天气转换而使产量大幅涨落的最重要的生物学原因。

2.2.4 籽粒饱满指数 籽粒饱满指数指小麦成熟时籽粒晒干体积与籽粒最大鲜体积(出现在乳熟后期)的百分比值,它反映了籽粒被充实的饱满程度,是小麦植株体内所进行的一切生态生理过程的最后落脚点。同样,第3类小麦在此性状上亦有自身的特点(图6)。

图6显示,在环境优良年和恶劣年,第3类小麦的籽粒饱满指数总呈现3种状态,即饱满指数较高的冷型态,饱满指数较低的暖型态以及介于两者之间的中间态,且随年型的更迭,籽粒饱满指数的升降十分明显。在环境优良年,籽粒较饱满为冷型态的频率是46%,而籽粒饱满度差为暖型态者是15%;在环境恶劣年,籽粒较饱满为冷型态的频率显著下降至19%,而籽粒饱满度差为暖型态者则大幅上升至48%,同样出现了在冷型和暖型小麦籽粒饱满状态间的明显摆动,这往往成为产量结构失衡从而导致产量起伏的主因。

3 讨论

通过上述分析可知,自然界除了存在冠层温度持续较低、代谢功能较好的冷型小麦和冠层温度持续较高、代谢功能较差的暖型小麦外,还存在一类多态性小麦,其性状具有冷型态、暖型态和中间态,且这些状态和环境条件有着紧密联系,即当环境优良时,它们的一些重要性状趋向于冷型态;当环境恶劣时,它们的一些重要性状则趋向于暖型态,这类小麦依年型的更迭在

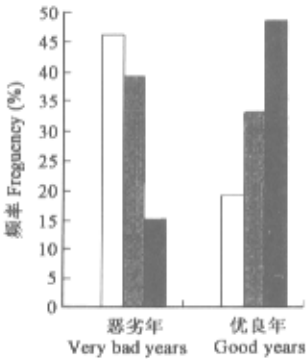


图6 不同年型下籽粒饱满指数频率

Fig.6 Frequency of kernel plumpness index in the different year kinds

□冷型小麦 The state of cold typical wheat ■介于冷暖之间 The state between cold and warm ■暖型小麦 The state of warm typical wheat

两个极端——冷型小麦和暖型小麦的状态间进行着有规律的摆动。因而,可以有理由认为,在浩如烟海的小麦材料中,一种有别于冷型和暖型小麦的第3种类型正被识别和分离出来,为了研究的方便,作者特称这类小麦为中间型小麦。据观察,一般育种材料和生产上使用的大多数品种都属于中间型小麦,冷型小麦很少。长期以来小麦产量波动较大,尤其一些高产品种其高产的重演性较低,这成为争取小麦产量稳步上升的瓶颈,而中间型小麦性状多态性的揭示,似乎从GE交互角度触及到问题的生物学本质,因而,欲使这一困扰人们的瓶颈问题得到较好解决,转换小麦类型可能是条重要途径,那就是:通过若干年的努力,使目前处于主导地位中间型小麦的比重逐渐下降,并代之以冷型小麦,逐步实现品种冷性化,这是需要做大量工作的,可喜的是,带有强烈冷性化目的的冷型小麦的选育已取得实质性进展,和自然环境可以较为和谐相处的这种温度型正越来越受到人们的重视,因而,其前景是令人鼓舞的。

参考文献

[1] Blum A. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Cro. Res.*, 1989, 22:289~296.

[2] Zhang S W (张嵩午). The second heat source of wheat population and its heating effects. *Chin. J. Ecol.* (in Chinese) (生态学报), 1990, 9(2): 1~6.

[3] Fischer R A, Rees D, Sayre K D, *et al.* Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Science*, 1998, 38(6):1467~1475.

[4] Zhang S W (张嵩午). Temperature type phenomenon of wheat. *Chin. J. Appl. Ecol.* (in Chinese) (应用生态学报), 1997, 8(5): 471~474.

[5] Zhang S W (张嵩午), Wang C F (王长发). Cold type wheat and its biological characteristics. *Acta Agronomica Sinica* (in Chinese) (作物学报), 1999, 25(5):608~615.

[6] Zhang S W (张嵩午), Song Z M (宋哲民), Cao C L (曹翠兰). Study on wheat population with low temperature. *Chin. Agric. Met.* (in Chinese) (中国农业气象), 1995, 16(4):1~6.

[7] Jin S B (金善彪). *The theory and practice of wheat ecology* (in Chinese). Hangzhou: Zhejiang Publishing House of Science and Technology, 1992. 186~189.