

冷型小麦的概念 特性 未来

张嵩午

(西北农林科技大学生命科学院低温植物研究室, 杨凌 712100)

[摘要] 冷型小麦是一种冠层温度持续偏低的小麦,有一系列较为优良的性状,对小麦的高产、稳产和优良品质的稳定十分有利。本文阐述了冷型小麦研究的进展和有关重要问题,并对冷型小麦未来的发展以及对其他作物、植物研究的影响进行了展望。

[关键词] 冷型小麦,若干重要问题,前景

20世纪60年代红外测温技术逐渐介入了植物温度的研究^[1],由于这种测量技术具有速度快、灵敏度高且误差较小的特征,因而较快地在农业研究的多个方面发展起来。就小麦研究而言,最初人们涉及较多的是环境胁迫尤其水分胁迫对同一基因型小麦冠层温度的影响,这项研究已持续40余年,取得了不少成果。至于同一生态环境下不同基因型小麦冠层温度的比较研究则在20世纪80年代才趋于活跃,已延续至今。通过研究,国内外不少学者都发现,小麦有冷暖之分,且冠层温度偏低的小麦材料具有一些优良的生理特性,非常利于小麦的高产^[2-5]。这些发现激发了人们进一步探讨冠温偏低基因型小麦的热情。从易于认定小麦的冷暖、有利于优良品种的选育出发,我国学者按小麦冠层温度的状态对小麦基因型进行了温度分类^[6-9],并对其性状进行了较为全面、深入地研究,揭示了一些有重要学术价值和生产意义的规律,促进了冠温偏低小麦研究的发展。

1 冷型小麦的概念

冷型小麦是指在某个小麦生态地区,以当地生产上经久不衰的小麦品种作为比对的标准,凡灌浆结实期(开花—成熟)冠层温度与之相当或持续偏低者称为冷型小麦,持续偏高者称为暖型小麦。如果有些小麦的冠温,有些年份似冷型小麦(冷型态),有些年份似暖型小麦(暖型态),有些年份先暖后冷(冷尾态),有些年份先冷后暖(暖尾态),或表现为更复

杂的温度态,那么这些小麦就归属于中间型,很显然,中间型小麦的温度态不够稳定,具多态性,当前生产上的大多数小麦都属于中间型,冠温长期稳定处于偏高状态的暖型不多,长期稳定处于偏低状态的冷型就更少了。在任一小麦生态地区,所有小麦材料和品种都分别归属于上述3种温度型,概莫能外。

所以用经久不衰的小麦品种作为衡量小麦冷暖的标准基于这样的考虑:一个小麦品种能在当地生产上长期被使用,说明它和自然界是较为和谐的,虽然在这时间的长河中会遭遇干旱、干热风、连阴雨等这样一些灾害性天气以及受到病虫等生物攻击,但它都较好适应下来了,表现在产量上会较高,尤其较稳,再加上品质上有某些特长,人们总会一种再种舍不得丢弃。在我们的试验中,长期以来作为衡量冠温高低的标准品种就是小偃6号,大家知道,这是李振声院士及其所领导的遗传育种团队培育出来的,是远缘杂交的产物,曾有过很大的名声,生产上已使用30年了,无愧于“经久不衰”的赞誉。这样的品种无论从群体、个体、细胞的显微结构还是超微结构看,都有它的长处和特色,尤其代谢功能较好且具有韧性,因而,用这样的品种作为衡量标准,实际上树立了一个活力好、适应性强的标尺,大家都逐一和它进行比较,检验是否达到甚至超过它的活力水平,显然这是很有意义的。

经过长期研究,发现小麦温度型和植株代谢功能有着十分紧密的联系,冷型小麦的代谢功能相对

本文于2006年1月10日收到。

最好且较稳定;暖型小麦最差;中间型小麦的变化较大,当某年的冠温表现为冷型态时,其代谢功能和冷型小麦较接近,表现为暖型态时则和暖型小麦较相似,好像一个在冷型和暖型小麦之间运动的钟摆,不够稳定。这样,冠温就有了重要的指示意义,通过和标准品种冠温上的比较,也就基本上了解到它的活力水平和适应能力。

不同基因型小麦冠温上的差异远在抽穗扬花以前就显现出来了,但由于灌浆结实期间冠温的差异更为明显,且是产量最后形成、具有关键意义的时段,因而自然给予了更大的关注。

冠温是个很敏感的因素,进行观测时应注意科学性,尤其是其中的可比性,比如生育期,如果小麦材料间的生育期相差很大,分别归属于早熟类、中熟类和晚熟类,那么就应进行分类观测和比较。

2 冷型小麦的生物学特性

冷型小麦的生物学特性表现在具有良好的代谢功能和细胞结构方面,尤其表现在对逆境的生态适应性方面,这为小麦的高产、稳产打下了较好的代谢和结构基础。

2.1 代谢功能

长期测定表明,冷型小麦在叶片功能期、功能叶的叶绿素含量、蛋白质 N 含量、可溶性蛋白质 N 含量、NR 活性、SOD 活性、CAT 活性、POX 活性、蒸腾速率、净光合速率以及根系活力和籽粒饱满指数等方面和中间型小麦、暖型小麦相比较都是较好的,充分显示出生命力强、早衰轻甚至不早衰、后劲足的特性,这些特性不但明显优于暖型小麦,尤其对于目前生产上居于主导地位的中间型小麦来说,由于后者的一些重要性状波动较大,相比之下,冷型小麦就更显稳定。

2.2 细胞的显微和超微结构

冷型小麦叶片的叶肉细胞小,排列紧密且层数较多,叶绿体量大、较密集,叶绿体内间质浓、基粒多、基粒片层发达,维管束面积大且间距小,单位叶片宽度内维管束的数目多,横截面积大;穗下节间、倒2节间中单位横截面积内的维管束数目、维管束总面积占茎横截面积的百分率也较大。这些和冠温对比最强烈的暖型小麦间都形成较大反差。冷型小麦上述结构特征既能提高叶片的光合效率,也利于光合产物及时从叶肉细胞运走,还利于土壤中水分、无机盐及时被运到叶片的各个部位,这是冷型小麦活力旺、蒸腾强、株温低的重要结构基础。

2.3 生态适应性

通过多年来反复进行的干旱、干热风、连阴雨胁迫试验(包括将同一套小麦材料种植在渭北旱源和长江下游的连阴雨渍害地区)表明,冷型小麦不但在正常天气条件下表现优良,且在气象要素反差很大的干旱和连阴雨条件下亦表现突出,它们和中间型小麦、暖型小麦相比,不但冠层温度依然持续偏低,且在前面提到的一系列重要内外性状上仍能继续保持优势,且变化较为平稳,这是一种极为宝贵的对于干旱和连阴雨的双重适应性,对小麦的高产尤其稳产具有十分重要的意义。

有人担心,冷型小麦根系发达、蒸腾较强且维持时间较长,这必然要从土壤中吸取较多水分,在干旱地区缺水的条件下,能否供得起它们的蒸腾消耗而维持正常的生命活动。据我们多年测定,冷型小麦根系对土壤水分相对较多的吸取,并不能造成比其他温度型小麦较差的土壤水分条件,比如和蒸腾较弱的暖型小麦相比,各层土壤水分并无统计上的显著差异,其原因何在?这是冠层起了作用。冷型小麦富有活力且覆盖度较大的冠层,相当大地削弱了土壤表面水分的蒸发,并把从土壤蒸发渠道散失的一部分水分转送入植物蒸腾的渠道,显然这对维持干旱条件下小麦较旺的蒸腾以及较低的冠温是十分有利的。这也再一次显示,即使是干旱条件下,冠温也是一种指示小麦是否具有良好适应能力的强力信号。

2.4 小麦冷暖有别的原因

小麦所以有冷暖之分,盖源于外因和内因的共同作用。外因主要指小麦群体第二热源(地面)对群体的影响。据多年观测,冷型小麦第二热源温度明显偏低,红外辐射较弱,因而加热冠层的力度不大;而与冷型小麦反差强烈的暖型小麦,其第二热源温度明显偏高,红外辐射较强,对冠层有较强的加热作用。显然,这和暖型小麦活力不强、衰败较重、阳光透射率较高、地面接受太阳辐射能较多、从而导致第二热源温度较高而冷型小麦与此相反密切相关。内因则主要指植株本身的活力,具根本意义。活力是小麦体内复杂代谢过程的综合反映,这些过程互相关联、影响、制约,共同影响着小麦的活力水平。就冠层温度而言,直接起作用的则是植株蒸腾。冷型小麦蒸腾较强且维持时间较长,因而从热量平衡方程式 $R = P + B + LE + IA + Q_T + Q_A$ 看,净辐射 R 的能量大部分都消耗于蒸腾潜热 LE ,则加热叶片和株茎的能量 Q_A 和 Q_T 必然变小,导致冠层温度偏

低;暖型小麦则与此相反, LE 相对较少, 则 Q_A 和 Q_T 相对增多, 导致冠层温度偏高。植株蒸腾的强弱并不是一种孤立现象, 它是植株本身总的活力高低的一种反映, 和根系的发达程度以及 N 代谢、 C 代谢、活性氧代谢等均有密切关系, 因而, 说冠层温度的高低在某种程度上是代谢功能好坏的外部信号是有其理论和实践根据的。另外, 外因和内因间亦有密切关系。冷型小麦活力较好, 衰退较慢, 必使茎叶富有生气, 表现为绿叶面积较大且减速较缓, 阳光照射后漏光必相对较少, 招致第二热源温度相对较低, 这种相对较低的地温反过来作用于冠层时, 又会因加热作用较弱而减轻了小麦的早衰, 从而更利于冠温的偏低, 一种植株和环境的良性循环和互动就这样出现了, 因而, 说植株活力对于冠温高低的形成具有关键意义, 道理即在于此。

3 冷型小麦对于小麦高产、稳产以及优质的意义

冷型小麦优良的生物学特性奠定了小麦高产、稳产的结构和生态生理基础, 但是, 要使高产、稳产完全落在实处, 还应把冷型小麦的“冷”和其他有关重要因素紧密结合起来, 这样才能充分发挥冷型小麦的作用。

3.1 高产问题

在我们的试验中, 具有典型性的冷型小麦如小偃6号、陕229、901等都曾经是显赫一时的品种, 在相当大的范围内, 产量又高又稳, 备受青睐, 但随着时间的推移, 产量更高的品种冲上来了, 它们在众多小麦品种中, 就产量而言, 已不是最棒的了, 这是为什么? 原因是多方面的, 但就直接构成产量的因素而言, 其潜在库容不够大是十分明显的。潜在库容用公式表示就是: 潜在库容 = 每单位面积穗数 \times 每穗粒数 \times 每粒的最大体积。鲜粒的最大体积出现在乳熟后期(面团期前夕), 因而, 三者的乘积实际上反映了某个品种在单位土地面积上群体籽粒储存养分的空间潜力, 通俗地说就是盖了多大一间放置货物的房子。潜在库容仅出现在灌浆结实过程中一个很短暂的时段, 但其意义重大, 因为它给出了品种的产量框架, 潜在库容大者, 有可能取得高产; 潜在库容小者则绝无高产可能。鉴于此, 我们视潜在库容为产量形成的结构基础和高产的第一要素。由上式看出, 潜在库容由三元共同决定, 这就为潜在库容的扩大打开了一条多元化的道路, 您可以视当地的气候、土壤、耕作栽培措施及育种经验等具体情况来决

定何元为重, 何元为轻, 但是, 不论您主张大穗也罢, 多穗也罢, 或穗大与穗多并重也罢, 三个元的乘积必须是较高的, 这是产量框架的最后落脚点。

冷型小麦冠温持续偏低, 与此相伴, 其根系活力好、叶片代谢旺盛、后劲足, 因而能提供强劲的物质流, 这对上面提到的潜在库的填充是十分有利的, 但是, 如果某个冷型小麦的潜在库容不够大, 招致产量不够高, 显然这不是“冷”的过错, 而是潜在库容出了问题。在生产上, 造就一个容量大的潜在库从技术层面看不存在大的障碍, 据我们估算, 每公顷欲产9000公斤籽粒, 应有约 12.75 m^3 的潜在库容, 产9750公斤籽粒应有约 13.95 m^3 的潜在库容, 这都是可以实现的, 现在的问题是, 谁有本事去充实好这么大的库, 显然, 只有那些根系活力强、地上部代谢旺盛、后劲足、遇到逆境富有韧性的佼佼者才能担此重任, 冷型小麦似乎是个较合适的类群。因而, 从这个意义上说, 今后品种之间的较量实际上就是整个植株活力水平之间的较量, 这是不为过的。明白了这些, 一种新的小麦高产模式就水到渠成了, 那就是“大的潜在容库 + 小麦的冷温状态”, 我们认为这种模式是颇有发展前途的。

在解决库大和株冷问题的同时, 还必须在育种栽培中十分重视防倒伏、防病虫害侵害, 但是, 对于更高产来说, 库大和株冷毕竟具有根本意义, 是值得好好思考一下的。另外, 对于一个连年冠温持续偏低的冷型小麦来说, 也暗含着这样的信息: 要么不会倒伏, 要么有的年份有倒伏也不会太重; 要么病虫害很轻, 甚至免疫, 要么有的年份病虫害有一定发生但仍然在控。因为, 严重倒伏、严重病虫害一旦出现, 冠温会迅速上升, 欲保持持续低温是不可能的, 这也就从另外一个角度告诉我们: 能够入围冷型小麦者, 通常都伴随着无倒伏或倒伏、病虫害不重的性状, 从而使得持续低温得以实现, 这属于和低温有着密切联系的伴随性状, 对高产是非常有利的。

3.2 稳产问题

这在生产实践中已有明确显示, 像刚才提到的冷型小麦小偃6号, 在30年的生产上产量稳定是有口皆碑的, 尽管现在它已不是当地生产上的对照品种, 但它“冷”的品格我们仍然十分珍视, 为什么? 因为冷型小麦不但一般年份活力好, 而且在逆境年份它们的良好活力仍然能够较好保持, 不出现大起大落, 产量自然就能够稳住。但是, 其他温度型小麦, 比如大量的中间型, 它们的活力就不够稳定, 生态环境好时, 其活力趋向于冷型; 生态环境差时, 其活力

趋向于暖型,这样来回摆动,产量怎能稳得住呢?现在有些高产小麦,高而不稳,有可能是温度型出了问题,在一个产量不稳的温度型框架内,怎能奢求产量反而是稳定的呢?如果想叫产量又高又稳,不妨向冷型小麦的目标前进,这是值得尝试一下的。

3.3 品质问题

近些年来,小麦的优质越来越引起人们的重视,但是,“优质”并不是一个笼统的概念,而是按小麦的最终利用目的有明显区分,比如能生产高筋强力粉的小麦品种能做出优质面包,但对需要低筋弱力粉的糕点却并不合适,因而品质的好坏一定要和最终的特定用途挂钩。在这个问题上,冷型小麦的最大特色在于品质性状的保守性。生产实践表明,不论是面包小麦,还是馒头、面条小麦,还是糕点、酥饼小麦,其品质变化受着环境变化的强烈影响,其中优质小麦变成非优质小麦是经常发生的,从而严重影响了小麦的品质水平。经多年试验证实,相对于中间型小麦和暖型小麦来说,冷型小麦的品质从总体看变异最小,保守性最强,显然这和冷型小麦在多种生态环境条件下代谢、结构较稳定,生物学惯性较强有密切关系。因而,遗传育种学家在小麦优质化的努力中欲提高所育品种在生产中的品质稳定性,把冷型小麦作为设定的目标有可能是条有效的解决途径。

综上所述可知,由于冷型小麦在产量及品质方面具有较明显的特长,因而有可能在冷型小麦上实现集高产、稳产、优质、稳质于一身的优势生产状态,从而改变长期以来高、稳、优结合不够紧密、不够和谐的局面,显然,其意义是十分重要的。

4 前景

冷型小麦无论从学术角度看,还是生产角度看,其发展前途十分广阔。首先,从学科发展看,有可能作为新的知识生长点逐渐发展成一个新的研究领域——以冷或低温为主要特征的一大批植物基本生物学特性及其生态适应性的探索。截至目前,国内外学者不仅在小麦,还在玉米、高粱、水稻、棉花、豆类、马铃薯、向日葵、匍匐冰草等一批植物上发现了某些基因型的冷温现象,并且普遍地和较高的生产能力联系起来,这引起了人们的浓厚兴趣,但除了小麦等少数植物研究较多外,总的来说对它们的冷温特性及机理还知之不多、知之不深,因而,通过对冷型小麦的探索必会有力促进这类植物的研究,且在研究中逐渐从各类植物的共性和特异性上揭开深藏

在这些低温基因型里的生物学秘密,并逐步形成独特的低温植物知识体系。

从生产实践看,小麦冠温的观测和冷温现象的发现确实为小麦良种选育增加了一种新的手段,但是,更重要的是,一种人们过去不大认识的、在自然界早已存在的低温种质通过冠温观测而使之浮出了水面,这才是更值得重视的,这种种质就是上面谈到的冷型小麦,尽管到目前为止,控制“冷”的基因或系列基因还不清楚,但对遗传基本规律的服从已有明确显现,比如,冷型小麦的“冷”可以代代相传;有冷的亲本参与,就利于产生冷的杂交后代,像前面谈到的典型冷型小麦小偃6号、陕229、901,在它们的亲本中都发现了温度明显偏低的材料;而如果是两个暖型小麦杂交,后代几乎全具有暖型特征,“冷”的品格很难出现等等,这些绝不是偶然现象,定有遗传法则使然。因而,小麦低温种质已形成一种事实上的种质资源,值得好好挖掘。

进入21世纪后,人们对小麦生产提出了更高的要求,创“超高产小麦”的声音不绝于耳,不少专家、学者和农业工作者进行了艰苦卓绝的努力,开展了多方面的探索。在这种情况下,人们手中已经掌握的或正在探索的小麦材料以及所育品种属于何种温度型,有何相伴而生的生物学特征,似乎应该受到更大的关注,这不但会在思想层面上提供一种新的思路,且会使良种培育的方向更加明确,更具深度,而且由于红外测温技术的介入也会带来操作上的许多便捷。我们考虑,通过一系列的工作,应该逐步实现小麦生产的冷性化。所谓“冷性化”,其基本特征就是降温,这不但应体现在所采取的相应的栽培技术措施方面,尤其应体现在所育品种的温度特性方面,也就是说,不管采用何种育种手段,或系统选育、或杂交育种、或单倍体育种、或辐射育种、或杂种优势利用、或太空育种等,如果您的小麦原来是暖型的,可考虑把新育品种变成温度总体较低一些的中间型;您的小麦原来是中间型以暖尾态为主的,可考虑把新育品种变成中间型以冷尾态为主或中间型以冷型态为主等等,当然您直接育成了冷型小麦那就更好。总之,“冷”是小麦产量又高又稳、品质保守性提升的灵魂,值得实践中好好把握。“冷性化”不需要很长时间,可以先走出这一步,然后再向更高的、有批量适合于当地的冷型小麦问世的层次发展。我们相信,随着小麦冷性化进程的启动和推进,将会为更高水平的小麦生产做出重要而积极的贡献,并辐射到其他一批作物、植物生产能力的提高上去。

参 考 文 献

- [1] Tanner C B. Plant temperature. *Agronomy Journal*, 1963, 55: 210—211.
- [2] Blum A, Mayer J, Gozlan G. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research*, 1982, 5: 137—146.
- [3] Fisher 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] Reynolds M P, Singh R P, Ibrahim A et al. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. *Proceedings of the 5th International Wheat Conference*, Ankara, Turkey, 10—14 June 1996.
- [5] 张嵩午. 小麦群体的第二热源及其增温效应. *生态学杂志*, 1990, 9(2): 1—6.
- [6] 张嵩午. 小麦温型现象研究. *应用生态学报*, 1997, 8(5): 471—474.
- [7] 张嵩午, 王长发. 冷型小麦及其生物学特征. *作物学报*, 1999, 25(5): 608—615.
- [8] Zhang S W, Miao F, Wang C F. Low temperature wheat germplasm and its leaf photosynthetic traits and structure characteristics. *Progress in Natural Science*, 2004, 14(16): 483—488.
- [9] 张嵩午, 王长发, 周春菊等. 冠层温度中间型小麦及其性状特征. *麦类作物学报*, 2000, 20(3): 40—45.

CONCEPT, CHARACTERISTICS AND FUTURE OF COOLER TYPAL WHEAT

Zhang Songwu

(Low Temperature Plant Laboratory, College of Life Science,
Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100)

Abstract Cooler tupal wheat is a wheat having a constant low canopy temperature, and the wheat has a series of more excellent traits than those of other tupal wheats. And these traits are very favorable to obtain high, consistent yield, and the stability of good traits. The paper explained progress with cooler tupal wheat research and relative important issues, and prospected the development future of cooler tupal wheat as well as its influence on other crop and plant researches.

Key words cooler tupal wheat

·资料·信息·

我国科学家在植物表观遗传学方面取得重要进展

植物表观遗传学是当前植物学研究领域的一个热点,在国家杰出青年科学基金和“973”等项目的资助下,中国农业大学巩志忠教授领导的研究小组在该方面取得了重要进展。

他们利用基因沉默抑制因子 ROS1 突变后导致 35S 启动子——新霉素磷酸转移酶(Pro35S:NPTII)基因沉默作为筛选标记,筛选并获得解除 Pro35S:NPTII 基因沉默的两个等位突变体 *ror1-1* 和 *ror1-2* (*ros1* 突变的抑制因子)。图位克隆显示 ROR1 编码一个与 DNA 复制蛋白 A2(RPA2A)相似的 31-ku 的蛋白。在 *ros1* 突变体中,Pro35S:NPTII 基因与 RD29A 启动子——荧光素酶基因相连,且均发生基因沉默,但 ROR1 突变对后者不起作用。在 rDNA、着丝粒 DNA 和 RD29A 启动子区域的 DAN 甲基化

不受 *ror1* 基因的影响。但是,染色质免疫共沉淀反应显示,与 *ros1* 相比,在 *ror1ros1* 双突变体中 35S 启动子的组蛋白 H3 甲基化上升,组蛋白 H3K9 的二甲基化降低。这些结果表明,*ror1* 突变激活了沉默的 Pro35S:NPTII 基因,但这种激活是不依赖 DNA 甲基化的。ROR1/RPA2A 在根和茎尖的分生组织中强烈表达。ROR1/RPA2A 的突变影响分生组织中的细胞分裂但不影响细胞最终的大小。*ror1* 突变体对能引起 DNA 损伤的化学试剂敏感,表明, ROR1/RPA2A 对 DNA 损伤具有修复功能。该工作揭示了具有 DNA 损伤修复功能的复制蛋白 ROR1/RPA2A 在表观基因沉默和植物发育调控中起重要作用,结果发表在 2006 年的 *The Plant Cell* 上。

(生命科学部 温明章 供稿)