

· 科学论坛 ·

冷型小麦理论概述

张嵩午*

西北农林科技大学 冷型小麦课题组, 咸阳 712100

[摘要] 冷型小麦是基于 I 级和 II 级气候系统背景下对 III 级气候系统的一种适应性响应。本文从小麦 III 级气候系统、小麦温度型和冷型小麦概念出发, 概括介绍了冷型小麦理论基础, 从小麦潜在库容、冷温状态、叶片逆向衰老、含有动力因素的小麦高产稳产模式等, 剖析了冷型小麦抗逆增产的生态生理机制, 意在逐步实现小麦对环境的深度适应, 并从根本上提高小麦高产、稳产、优质、高效的水平。

[关键词] 冷型小麦; III 级气候系统; 温度型; 叶片逆向衰老; 含有动力因素的增产模式

关于冷型小麦的研究, 自 20 世纪 80 年代始, 至今已有 30 多年。这期间, 国家自然科学基金委员会对该研究给予了长期稳定地支持, 由众多博士、硕士和研究生组成的研究团队先后获得 8 个项目的资助。经过长期探究, 逐步形成并最终创立了冷型小麦理论。在此理论指导下, 王长发博士主持开展了以冷型小麦为育种目标的定向培育工作, 历时 8 年, 终于成功培育出我国第一个冷型小麦品种——西农 805, 该品种于 2015 年通过陕西省农作物品种审定委员会审定, 并陆续通过河南、安徽和江苏省引种备案。该品种具有良好的丰产、稳产性状, 尤其突出地表现为全结实期持续冷温、植株叶片逆向衰老鲜明, 能为小麦的良好生育提供强有力的生态生理支撑, 它在 2020 年打破了陕西省大田小麦单产最高纪录, 成为冷型小麦从理论创新走向实践创新的里程碑。

1 研究沿革

冷型小麦研究经历了长期发展过程, 从最初探讨矮秆小麦早衰问题切入, 到最后形成较为完整的冷型小麦理论, 与之相关的重要研究事项陈述如下。

1984 年, 最初从生态角度切入, 对长期困扰小麦育种和生产的矮秆小麦早衰问题进行了研究, 开始了对包括冠温在内的田间小气候要素和小麦本身性状的长期观测。

1991 年, 报道了小麦冷域现象^[1], 对此现象研



张嵩午 西北农林科技大学教授、博士生导师。长期从事和作物育种、栽培、农业气候资源利用和区划紧密相关的生态生理研究, 主持了由国家自然科学基金项目支持的冷型小麦研究, 创立了冷型小麦理论。曾获农业部农业资源区划奖一等奖、陕西省农业资源区划奖一等奖、中国农学会优秀论文奖一等奖、陕西省自然科学优秀学术论文奖一等奖, 并获发明专利多项。

究的开展为冷型小麦概念的提出做了重要铺垫。

1995 年, 正式提出冷型小麦概念^[2], 初步揭示了冷型小麦一些内外性状特征, 此概念的基本内容一直沿用至今。

1997—1999 年, 揭示了自然界存在小麦温度分异现象, 通过小麦一些生物学性状尤其一系列生理性状的论述^[3-5], 阐明了冷型小麦的基本生物学特征, 指出其育种、栽培意义, 冷型小麦理论雏型显现。

2000—2009 年, 进一步对冷型小麦的细胞显微和超微结构^[6-8]、生理性状^[9-14]、生态适应性^[15-20]、小气候特征和热量平衡^[21-24]、水分和养分利用^[25-29]、籽粒品质变异^[30-31]等开展了研究, 取得一些重要成果, 还对小麦冷源^[32-35]——一种新发现的小麦冷温供体进行了研讨, 揭示了它的若干生物学特征。

2010—2018 年, 报道了小麦叶片逆向衰老现象^[36-40], 该现象于 2002 年发现, 随即对它的特点及形成机制以及理论意义和实践价值开展了一系列研

究。在对冷型小麦长期大量研究的基础上,进行了归纳、综合、提升,并和含有动力因素的小麦增产模式紧密联系起来^[41-45],至此,较为全面、系统的冷型小麦理论最终形成。

2020年,在冷型小麦理论指导下,经过长期努力,我国第一个以冷型小麦为育种目标的冷型小麦品种——西农805培育成功,并在2020年打破了陕西省大田小麦单产最高纪录,达每亩730.82公斤。同年,又有具有冷温特征的小麦西农868、西农857培育成功并通过审定。

2 理论要点

2.1 小麦对环境的适应

小麦是个复合体,生存在以I、II级气候系统为背景的III级气候系统之中,所谓小麦对环境的适应,归根结底就是对III级系统的适应,当小麦的在体性状和离体性状达到互利共赢状态时,小麦就进入了对环境深度适应的境界。

小麦生活在“土壤—小麦—大气”连续体中,其中的气体部分对于小麦具有不可替代性和易变性,因而,它对小麦的生长发育尤为重要,于是,首先了解气候系统的规模及其特征就势在必行。气候系统大约分为3个层次,即大气候系统、中气候系统(又称为地方气候系统)和小气候系统(对于小麦和其他农作物所在的生长发育空间来说则称为农田小气候系统)。为叙述方便起见,特将前人所划分的3个层次依次称为I级、II级和III级气候系统。I级系统的尺度最大,水平范围在几百公里以上,垂直范围在几公里以上,该系统内发生的气候现象由大范围因素决定,气象要素在水平和垂直方向上都变化十分平缓。II级系统的尺度较小,其水平范围从几十公里到一百多公里,垂直范围从几十米到几百米,该系统内的气候状况由范围较小的地方因素决定,气象要素的变化明显较I级系统复杂。III级系统的尺度最小,其水平范围从几米到数百米,垂直范围从1.5米到2.0米,该系统的气候特点由细小下垫面的构造特性决定,对于生长着小麦的农田小气候系统来说,其基本特征是:1)空间十分狭窄,比如对于小麦品种比较试验来说,每个品种及其占据着的很小空间就是一个相对独立的小气候系统;2)系统内的小气候要素,如辐射、光照、温度、湿度、风等和小麦植株最为贴近,要素的状态直接影响着小麦的生长发育;3)农田小气候有鲜明的异质性,比如小麦品种比较试验区,无论在水平还是垂直方向上要素梯度

很大,绝不是I、II级系统能够相比的;4)在农田栽培措施相同的情况下,农田小气候的差异主要由小麦品种生物学性状的差异决定,小麦的状态对于小气候形成起着主导作用,因而,有怎样的小麦就有怎样的小气候,具唯一性,这样,小气候就成了小麦品种及其状态的一种标识,它和小麦本身共同构成了一个复合体——既包括小麦本身,又包括周围环境;前者为主体,后者为客体;前者的性状属于在体性状,后者的性状属于离体性状。于是,小麦不单具有生物学属性,同时具有环境学属性,这是小麦的一个完整概念;5)农田小气候要素具有易调控性,通过更换品种或采取不同的栽培措施,各要素的状态较易发生明显改变。

长期以来,在研究环境尤其气象条件和小麦生长发育的关系时,其气象信息主要来源于遍布于I、II级系统的国家气象台站百叶箱数据,这部分工作成绩显著、功不可没。但是,当下沉到III级系统研究这种关系时,则经常有信息错位出现,有时还十分严重,比如在百叶箱温度处于小麦适宜灌浆温度范围时,III级系统内各个小麦品种的冠温可表现出强烈的异质性,有些植株偏冷的品种,其冠温较为适宜,而许多植株偏暖的品种其冠温明显偏高,对灌浆十分不利。冠层温度是小麦重要的环境参数之一,具有突出意义,这种强烈异质性的出现,势必对小麦生长发育造成重大影响,因而,如何使小麦自身内外性状变好,以利于小麦的优质高产,同时还要造就友好型的环境,使小麦的在体性状和离体性状处于一种和谐相处、相互促进的状态就成了研究小麦对环境适应性时所必须面对的一个更为深刻的课题——对环境的深度适应问题。

2.2 小麦冠温对其活力的影响

在任何一个种植小麦的生态地区,按小麦的冠温表现可分为3种温度型,即冷型、中间型(又可进一步分为若干亚型)和暖型;按其活力、新陈代谢水平从低到高可分为6个层次或6个活力阶梯,不论哪个小麦材料或品种都可在活力阶中找到它的确切位置。冷型小麦活力旺盛、代谢水平高,处在活力阶的顶层,不但利于籽粒饱满进而利于高产,且利于实现对环境深度适应。对小麦冠温的观测应十分考究,要排除种种干扰,将小麦冠温和小麦活力的关系凸现出来。

在任一小麦生态地区,以当地标准小麦作为对比的标准,凡整个结实期间(开花~成熟)小麦冠层温度与之相当或比之持续偏低(含相同)的温度状态称为冷型态;若冠层温度比之持续偏高则称为暖型态;若冠层温度先暖后冷则称为冷尾态,出现冷尾的

始日一般在乳熟中期或以后的时段;若冠层温度先冷后暖,则称为暖尾态,出现暖尾的始日和冷尾态相同。当然,还有其他一些温度状态,不过上述4类出现频率较高。什么是标准小麦?指当地生产上产量较高尤其稳产性突出且被长期使用的品种,显然,这样的品种和大自然较为和谐,无论群体、个体、细胞的显微结构还是超显微结构都较优越,尤其代谢功能好且具韧性更受青睐,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,其他品种都逐一和它比较,检验是否达到甚至超过它的活力水平,显然有着十分重要的识别和选择意义。当然,这样的品种不一定是当地的主栽品种,代谢好、韧性强是其最重要的特征。所谓冷型小麦就是年年冠层温度为冷型态的小麦;暖型小麦就是年年冠层温度为暖型态的小麦;如果某些小麦的冠层温度,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),或表现为更为复杂的温度状态,这样一些小麦就称为中间型小麦,这类小麦从多年表现看,主要以某种温度态为主,以其他温度态为辅,因而,中间型小麦又可分为4种亚型,即准冷型小麦(以冷型态为主),冷尾小麦(以冷尾态为主),暖尾小麦(以暖尾态为主)和准暖型小麦(以暖型态为主)。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,大多数小麦都属于中间型小麦,其中又以暖尾态居多,暖型小麦不多,冷型小麦就更少了。在任一小麦生态地区,不论是炎热还是寒冷,不论是干旱还是湿润,所有小麦材料和品种都无一遗漏地分别归属于上述3种温度型,概莫能外。

上述温度型定义有3个特点:1)地域性。充分尊重了农业生产的因地制宜原则,各地都有自己的标准品种和相应的温度型小麦,没有任何一个标准品种或温度型小麦能够打遍天下。2)时效性。任何一个标准小麦都不是永恒的,相应的温度型也不会一成不变,随着时间推移,它们向越来越高的代谢水平趋近是总的发展趋势。3)同源性。各地的小麦温度型千差万别,但同型小麦具有大致相同或相似的特征,比如冷型小麦均都偏冷,这就有利于从源头揭示它们相似的缘由,并为建立以冠温为主要特点的家族体系提供了可能。

这3种温度型在内部结构、生理性状、对水分和养分的利用、对环境的适应以及籽粒饱满度和籽粒品质稳定性方面均有明显差异。首先,在内部结构方面,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;叶片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较多,维管束总面积占茎横截面积的百分率也较大;种子根皮的皮层较厚,种子根和次生根的中柱面积及导管横截面积均较大,次生根导管总数较多,这些和暖型小麦都形成较大反差,对于中间型小麦来说,偏冷者的显微和超微结构趋向于冷型小麦,偏暖者则趋向于暖型小麦。在生理性状方面,冷型小麦在叶片功能期,功能叶的叶绿素含量、蛋白质氮含量、可溶性蛋白质氮含量、硝酸还原酶(NR)活性、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、过氧化物酶(POD)活性、气孔导度、蒸腾速率、净光合速率、丙二醛含量以及根系活力等方面不但明显优于暖型小麦,也优于性状常在冷型和暖型小麦之间摆动的中间型小麦。在对水分和养分利用方面,干旱条件下,小麦的冠温与水分利用效率、抗旱指数呈极显著负相关,因而,在小麦冠温降低从而促使体内集流更为活跃的情况下,易实现水分利用效率和抗旱指数的提高;冷型小麦对氮、磷肥的施用相较暖型小麦有较高的响应度,属于氮、磷高效利用基因型,因而,这对高效施肥、土壤潜在氮磷资源的利用、降低成本、防止环境污染均有重要意义。在对环境适应方面,多年来反复进行的干旱、干热风、连阴雨胁迫试验表明,冷型小麦不但在正常天气下表现优良,且在气象要素反差很大的干旱和连阴雨条件下亦表现较优,它和暖型、中间型小麦相比,不但冠温依然持续偏低,且在叶片功能期、功能叶一系列生理性状、根系活力和籽粒饱满度等方面仍能继续保持优势,且变化较平稳;冷型小麦显微、超微结构在灾害性天气下受害较轻、解体较慢,具有一定稳定性,亦比其他类型小麦为优;尤其到了春末夏初,正值小麦结实阶段,I级、II级系统的气温迅速回升,我国广大麦区的土壤干旱、大气干旱——干热风、热胁迫频频发生,在冷型小麦自身良好内外性状影响下,反倒创造出一种相对较好的小气候环境,即土温较低、冠层温凉、湿度较大、光照适宜,从而使小麦所在的III级系统占据了较好的小气候生态位,缓冲了I、II级系统不利因素的影响,造就了较好的小麦离体性状,引发了小气候的反馈促进效应,一定程度上实现了小麦对环境的深度适应,这是中间型小麦所不及的,尤其暖型小麦,由于自身性状较差,构建的小气候环境恶劣,远离III级系统的理想小气候生态位,结果造就

的小麦离体性状很差,引发了小气候反馈抑制效应,无法实现对环境的深度适应,最终使小麦籽粒的干瘪和冷型小麦的充盈形成强烈反差。我们曾将籽粒饱满度分为5级,即I级饱满、II级较饱、III级中等、IV级较秕和V级秕,对包括冷型、中间型、暖型小麦在内的17个品种近10年连续观测的资料进行了统计,得出冷型、中间型和暖型小麦I+II级的出现频率分别为95.5%、78.4%和41.8%,IV+V级的出现频率分别为0%、10.3%和38.2%,冷型小麦籽粒饱满的优势十分明显。另外,我们还对冷型、中间型和暖型小麦的籽粒品质在正常、干旱、干热风、连阴雨条件下进行了多年研究,对17项籽粒品质指标进行了测定,计有:蛋白质含量、出粉率、籽粒硬度、湿面筋含量、干面筋含量、面筋指数、沉降值、吸水率、面团形成时间、面团稳定时间、弱化度、评价值、粉质指数、最大拉伸拉力、50 mm处拉伸拉力、延伸度、拉伸面积,最后计算了不同温度型小麦各品质性状变异等级的加权值和加权平均值,结果表明,在不同环境尤其气象条件影响下,冷型小麦的品质变异最小,最为稳定,保守性最强;暖型小麦次之;中间型小麦变异最大,最不稳定,保守性最弱,这显然是冷型小麦在多种环境生态条件下代谢、结构最稳定,生物学惯性最强使然,因而,在小麦品质易变的背景下,培育具有冷温特征的小麦是保持小麦籽粒优良品质稳定的有效途径。

冷型小麦为什么具有诸多优良性状且变化较为稳定,关键在于“冷”,“冷”是冷型小麦的魂,是最重要的、最鲜明的核心性状,其要害是六个字:冷则通,热则滞。在小麦体内,维管束遍布全身,物质的运输主要靠木质部导管内运动的水流(含矿质盐类)和韧皮部筛管内运动的养分流(溶质主要是同化物),这些是长距离运输方式,短距离的运输则主要靠扩散、渗透。所谓“通”“滞”指的是水流和养分流的流速,当速度相对较快、集流较为通畅时谓之“通”;当流速较为缓慢甚至停滞时则谓之“滞”。多年测定表明,冠温偏低的冷型小麦和冠温偏高的暖型小麦相比,在生育的一系列时期尤其结实期,其蒸腾旺盛、净光合速率较高、灌浆速度较快、穗颈节和根系伤流量均较大、等同时间内籽粒淀粉以及氮和磷素积累量亦较高,比如全结实期的灌浆速率,冷型小麦比起暖型小麦要高出3.15%~7.51%,差异明显。水流和养分流关系密切,水流旺则养分流旺,水流衰则养分流衰,反之亦然。这样,冷型小麦借助流速较快的水流、养分流不但较顺畅地将水分运输到小麦各个部

位,且使有机物和无机离子也能以水溶状态较快抵达小麦各个器官和组织,尤其结实期,这种从叶源到籽粒库的流畅对结实饱满更具关键意义。为什么“冷”和“通”“热”和“滞”有不解之缘?其本质在于:在III级系统的小麦活动层(从地表至小麦上表面)内,因小麦性状不同而导致能量收支出现重要差异,并最终形成“冷”和“通”与小麦较好代谢功能、“热”和“滞”与小麦较差代谢功能紧密相连的局面。围绕着小麦冠层有多个热源,其中太阳和地面最为重要,前者称为第一热源,后者称为第二热源,小麦就生活在这两个热源的强烈影响之下。来自太阳的短波辐射和大气的逆辐射以及地面和植株本身发出的长波辐射在小麦活动层形成一个交集,并导致净辐射 R 的生成, R 是小麦活动层辐射能收与支的总汇,决定了该能量向各个方向分配时总的强度,极为重要的农田热量平衡方程式 $R = P + B + LE + IA + Q_T + Q_A$ 就较好地阐明了这种能量分配的格局。多年观测表明,冷型和暖型小麦的净辐射 R 并无显著差异,但由于冷型小麦蒸腾旺盛且持续时间较长,致使 R 消耗于总蒸发耗热 LE 的能量明显较多,且占了 R 的大部,结果加热叶片和株茎的能量 Q_T 、 Q_A 必然显著减少,终导致冠层温度偏低;暖型小麦则与此相反,由于蒸腾弱且持续时间较短, R 消耗于 LE 的能量明显较少,结果加热叶片和株茎的能量 Q_T 、 Q_A 必然显著增多,终导致冠层温度偏高。由蒸腾拉力引起的蒸腾失水是小麦吸收和运输水分的主要驱动力,如果没有蒸腾作用,根系便不能吸水,运送有机物和无机离子的上升液流也不存在,更不要说四通八达,生命活动亦立即停止,因而,植株蒸腾和水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物质运输等各种代谢过程紧密相连,蒸腾旺盛,这一系列代谢就速度较快、进程活跃,否则相反,而小麦冠层的冷热与植株蒸腾的强弱高度相关,于是,“冷则通,热则滞”就成了事物发展的必然。由此可以认为,小麦复杂的生理学内核是包被在一个简单易测的物理学外壳—小麦冠层温度里的,冠温只是小麦整体代谢水平的体现和表现信号,抓住了冠温,就是抓住了小麦生命的本质;抓住了“冷”,就是抓住了小麦生命活动中富有活力、朝气蓬勃、具有较高水平的一系列代谢过程,显然,这对种植在任何生态地区的小麦都有极为重要的意义。从上面看出,小麦代谢水平的高低、活力的强弱可用冠层温度较好表达,如果按代谢水平的起伏或活力阶的高低进行排序,那么从低到高的顺序是:暖型小麦—准暖型小麦—暖尾小麦—冷

尾小麦—准冷型小麦—冷型小麦。这6个层次中,后3个层次属冷型类,是较好的,其中以冷型小麦最佳,至于冷尾小麦,虽然活力不及结实期全程偏冷的冷型小麦,但它从乳熟中期或偏后就开始偏冷,直到成熟,恰恰克服了这一时段小麦最易早衰的弊端,因而冷尾小麦也不失为一种较好的类型。前3个层次属暖型类,是较差的,其中以暖型小麦最差。任何一个生态地区的任何一个小麦材料或品种都可在上述由6个层次组成的活力阶中找到它的确切位置,无一例外。观测小麦冠层温度,实际上就是给小麦“号脉”,通过“脉象”即冠温的变化对小麦的整体活力、代谢水平作出判断,明确其所处的层次,这无论对于品种的培育还是栽培措施的采取都有不言而喻的重要意义。另外,还会使长期以来一些小麦由于新陈代谢水平较低而依赖诸如产量结构、抗病等方面的某些优势进行代偿的局面有所改观,树立起以提高小麦活力为主旨、推动其升迁到活力阶的高位并和其他增产因素紧密结合以达到高产、稳产目标的理念,这将促进小麦的育种和生产沿着更为明晰、有序、健康的道路向前发展。

2.3 潜在库容对小麦产量的影响

小麦潜在库容是小麦产量形成的结构基础,是决定小麦产量高低的第一要素,潜在库容大者有可能获得高产,潜在库容小者则绝无高产可能。在多变的环境尤其天气条件下,冷型小麦的潜在库容较之中间型、暖型小麦明显变化较小,这为冷型小麦产量较稳提供了有力支撑。小麦潜在库容中之粒大是个普适性状,即对于3种穗型小麦—大穗型、中间型和多穗型小麦来说,使粒大升级往往能成为这些穗型小麦产量进一步提升的共同突破口。

潜在库容如何表示?其公式是:潜在库容=单位面积穗数×单穗粒数×单个鲜粒最大体积。小麦鲜粒的最大体积出现在乳熟末期(面团期前夕),因而,三者的乘积实际上反映了小麦品种在单位面积土地上群体籽粒储存养分的空间潜力,尽管出现时间短暂,但意义重大。

小麦产量由3个因素构成,即单位面积穗数、单穗粒数、千粒重,其中单位面积穗数和单穗粒数很难实现共赢,比如大穗型品种甚难实现穗多,多穗型品种甚难实现穗粒数多,但是大粒(千粒重普遍高)这一性状却受到了3种穗型小麦的普遍青睐,在这些穗型的高产田块中,大粒小麦频频出现,因而,认为使粒大进一步升级是各种穗型小麦产量在穗数足够多、每穗粒数足够多的状态下更加提升的突破口是

有充分根据的。

2.4 叶片逆向衰老对小麦籽粒的促进作用

小麦大粒的获得可通过小麦叶片逆向衰老实现,这是一条重要而有效的途径。小麦叶片逆向衰老现象的发现,揭示出小麦灌浆结实存在两条路径,一条是人们熟知的“一叶直通式”,另一条是叶片处于逆向衰老状态下的“接力式”,后者可使籽粒进一步变大变重,并使小麦对环境更趋适应。这一发现表明,小麦体内可能存在一个叶片逆向衰老控制系统,凡具有叶片逆向衰老特征的小麦,其控制系统处于激活状态,否则通常处于沉默状态。另外,对于小麦旗叶早衰的影响应重新评估,它并不总是对籽粒充实有害,在叶片逆向衰老状态下还可对籽粒变大变重起到正面促进作用。

所谓叶片逆向衰老,是指主要在部分冷型类小麦中发现的其叶片衰老顺序出现异常的现象,即不是一般小麦依叶龄增加自下而上衰老,而是在结实期的某个阶段发生逆转,出现旗叶开始衰老时倒2叶甚至倒3叶仍呈绿色且倒2叶衰老最晚这种逆向衰老状况。从叶色上看,这些小麦在结实后期出现了顶层叶黄、邻层叶绿(上黄下绿)的现象,和人们通常见到的顶层叶绿、邻层叶黄(上绿下黄)完全相反,呈倒置性叶色结构。当然,目前发现的这些叶色倒置小麦并不是每个茎上的叶片都呈逆向衰老状态,而是表现为批量发生,即因小麦材料、品种和年份的不同,叶色倒置茎少者占全部茎的1至2成,多者可达9成以上,其余为正置茎,即茎上的叶片仍维持自下而上的正常衰老状态。小麦叶片逆向衰老最早在结实初期即可零星发生,以后逐渐增多,当接近面团期或进入面团期后则可达到高峰,我们把高峰时倒置茎占全部茎的百分率称为倒置率。经过长期研究确定,凡年年倒置率 $\geq 10\%$ 的小麦称为逆向衰老小麦,否则称为正常衰老小麦。正常衰老小麦是当前小麦生产的主流,它们也可逆向衰老,但倒置率低,甚至许多年份都无逆向衰老表现。令人深感兴趣的是,逆向衰老小麦和正常衰老小麦比较,前者的粒重有明显较后者为重的趋势,据对15个逆向衰老品种和15个正常衰老品种连续4年的观测表明,逆向衰老者的千粒重年年普遍比正常衰老者为高,其平均千粒重比后者高出9.86%,即就在全部15个逆向衰老品种中,倒置茎的籽粒也全部高于正置茎,平均增重7.64%,因而,逆向衰老小麦及其倒置茎籽粒趋大趋重是确定无疑的。

为什么逆向衰老小麦的旗叶早衰了还能使籽粒趋大趋重,这和一种特殊的灌浆机制有关,下面用倒

置茎和正置茎进行对比说明。在结实全过程中,倒置茎的叶源存在两个中心,开花~面团期前是粒重形成的主要阶段,该阶段以旗叶为中心,旗叶是最年青、最富有活力的功能叶,小麦不失时机地充分利用了这一特点,将其养分快速转移到籽粒库,这对仅有约 10 天的籽粒形成期胚乳细胞的大量出现起到决定作用,最终造就了形成大粒的结构基础,下面接着开始的灌浆,旗叶养分的快速转运则继续对籽粒较快变大变重起着积极促进作用,这期间,倒 2 叶和倒 3 叶的养分外运受到抑制,其原有的作用明显下降,连续多年测定表明,该时期倒置茎的灌浆速率比正置茎平均高出 4.45%,从表观上看,由于倒置茎旗叶养分持续大量外运造成入不敷出、营养缺乏从而使之提早变黄衰老,而由于倒 2 倒 3 叶的养分外运受到抑制,这时仍呈现偏绿的色泽;面团期~成熟,随着旗叶的早衰,倒 2 和倒 3 叶保持的活力释放出来,尤其倒 2 叶变成向籽粒库运送养分新的中心,连续多年测定表明,虽然进入面团期后灌浆速率明显减缓,但倒置茎仍比正置茎明显较快,平均高出 15.35%,从而形成一种以前后两个叶源中心无缝连接为主进行籽粒填充的“接力式”灌浆模式。总观从开花到成熟的灌浆全过程,倒置茎的灌浆速率比正置茎平均高出 7.29%,这成为前者比后者粒大粒重的根本原因。如以前面提到的 15 个逆向衰老小麦和 15 个正常衰老小麦相比,从开花到成熟,前者灌浆速率比后者平均高出 6.68%,这再次成为逆向衰老小麦比正常衰老小麦籽粒为大为重的决定性因素。如果进一步深究,为何倒置茎叶片能出现逆向衰老并启动“接力式”灌浆机制,则需从代谢、激素调节等方面进行探讨,这涉及到“旗叶动力素”的合成部位、输送途径、生理功能等问题,当进一步深究。

小麦叶片逆向衰老现象的发现给人们什么启示?首先,说明小麦的灌浆结实存在两条路径,当叶片正常衰老时是“一叶直通式”,即开花到成熟,旗叶是唯一贯穿结实全过程向籽粒库输送养分的叶片,倒 3 叶和倒 2 叶均分别先于旗叶衰亡,因而,它们对籽粒库的充实先是和旗叶同步,后来就早于旗叶终止,从来不能占据一段独立而完整的灌浆时间域,这是生产上大部分小麦的灌浆结实状况,也是长期以来学术界始终认为应该保护好旗叶、不使早衰的根本原因;当叶片逆向衰老时则是前面谈到的“接力式”,这时,旗叶尽管早衰,但不见得总有负面效应,甚至还可对籽粒的变大变重起到正面促进作用。在灌浆时间相同或相似条件下,从源到库的养分流

一定要顺畅快捷才能使籽粒充实良好,这早已成为人们的共识,是属于具有本质意义的性状,但是,与此紧密相连的表观性状则可有多种形态,既有长期以来人们十分认可的旗叶不早衰态,也有叶片呈逆向衰老表现的旗叶早衰态,因而,在性状改良时,本质性状必须坚守,不能轻易变动,而表观性状则可多样,不必对某种模式过于拘泥。这是小麦灌浆结实路径的二元论,与此相应,实践上也出现了二元化增产路径:一是竭力提高小麦叶片尤其旗叶光合效率的水平,以达到强源抗衰的目的,这是长期以来人们孜孜以求的;二是在叶片尤其旗叶光合效率无明显提高的情况下,另辟蹊径,走改变叶源向经济器官运输和分配同化物方式的路子,它会收到较好甚至更好的效果。其次,还说明,小麦在漫长的进化中已形成完善的适应环境的机制,叶片逆向衰老是对环境适应的突出表现。结实期天气优良、生存资源丰富时,逆向衰老小麦会采取使倒置茎籽粒明显增多增大的生殖对策,以使产量大幅增加;结实期天气恶劣、生存资源缺乏时,虽说倒置茎籽粒减少了,但逆向衰老小麦会采取使倒置茎籽粒变得相对更大更重的生殖对策,以使产量虽有减少但不致幅度过大,这对稳产十分有利。第三,小麦逆向衰老的种种表现表明,在小麦体内可能存在一个逆向衰老控制系统。前面指出,生产上大量使用的正常衰老小麦也会出现逆向衰老,只不过不够经常,倒置率也不高;在逆向衰老小麦群体中,也不是每株都有此种现象,且每个逆向衰老株中也不是每个茎都有此种现象,这说明,小麦在外观上能否表现出逆向衰老取决于上述控制系统是否被激活以及被激活的程度。比如,同株逆向衰老小麦内有倒置茎和正置茎之分,但这并不意味着正置茎的逆向衰老过程未被启动,只是强度较弱、外观未有显现而已,这从正置茎的籽粒虽比倒置茎为差,但仍比正常衰老小麦较大较重就可证明。对于正常衰老小麦来说,其逆向衰老系统长期处于沉默状态,当受到外部因素的强烈刺激后也可偶尔进入激活状态,因而,从这个意义上说,尽管目前生产上正常衰老小麦占据主导地位,但就其逆向衰老控制系统的状态来说,也只是逆向衰老小麦的一个特例而已。

2.5 含有动力因素的小麦增产模式

一种含有动力因素的小麦增产模式应运而生。这个模式由 3 项要素组成,其内容是:大的潜在库容+冷温状态+叶片逆向衰老。该模式与传统模式最大的不同在于引进了“冷温”和“倒置”因素,两者均和驱动小麦体内水分、养分快速运动紧密关联,属动

力因素,这对实现小麦总体育种目标即高产、稳产、优质、高效具有关键意义。

所谓“冷温”,就是希望经过一段时间的努力,小麦由暖型或中间型中以暖型或暖尾为主的状态逐渐转变为冷型或中间型中以冷型或冷尾为主的状态,小麦由暖变冷意味着小麦整体代谢水平的提高,而这种转变是突出地靠小麦蒸腾拉力的提升作为支撑的,因而,称“冷温”为动力因素是清楚、明确且有充分根据的。所谓“倒置”,则指结实期小麦叶色的反向配置,即叶片逆向衰老,希望经过一段时间的努力,使现在生产上小麦以正常衰老为主的状态有所改观,表现为越来越多的小麦都具有叶片逆向衰老特征,这又是一个动力问题,因为它涉及到“一叶直通式”养分驱动机制向“接力式”养分驱动机制的转变。

这个模式对小麦总体育种目标即高产、稳产、优质、高效的实现是有利的,其中模式中的“冷温”“倒置”尤显重要。关于高产,构建大的潜在库是小麦高产的结构基础,当然要极为重视,但是通过品种选育和科学合理栽培措施的采取从而获得具有大潜在库容的小麦并无大的技术障碍,关键是对该库的填充,实践反复证明,处于冷温状态的小麦尤其冷型小麦,其籽粒填充良好、饱满指数较高,优势明显;另外,由于叶片的逆向衰老,可使小麦在穗数不致过多、穗子不致过大的状况下通过增加粒大而使小麦的潜在库容有明显扩张,显然,这些对高产都十分有利。关于稳产,由于处于冷温状态的小麦尤其冷型小麦在优良、恶劣天气相互转换时潜在库容明显变化最小,且籽粒的饱满指数不论何种天气下又都处于优良状态,尤其逆向衰老小麦具有更好适应周围不断变化环境的特性,这些都为小麦稳产增加了重要推力。关于优质,在不断变化的环境尤其气象条件下,冷型小麦品质变异最小、保守性最强,当然这对优质冷型小麦始终保持籽粒优质特性十分有利。关于高效,冷型小麦较之暖型小麦无论在干旱胁迫下还是采取节约用水措施时都有较好的水分利用率,其对氮、磷肥的施用也有较高的响应度,属于效率较高的吸氮、吸磷基因型,显然,这也较为符合小麦总体育种目标中对高效的要求。

模式中阐明的在多变环境下必须努力构建大的贮存养分的潜在库和强劲的填充潜在库的代谢体系是实现小麦总体育种目标的“本”,是模式的中枢体系,是最重要最基本的东西,但是,这个“本”必须有一个强有力的体系捍卫它,那就是由抗病、抗虫和抵抗往往由风雨等灾害性天气引起的倒伏等组成的“三抗”防卫体系,上述两个体系必须紧密结合,才能

使模式中的3项要素得以充分实现,比如,当病虫害危害较重时或在风雨侵袭下倒伏发生时,小麦原有的强劲代谢体系会遭受严重伤害,冠温会迅速上升,欲维持模式所说的冷温状态也就成了空谈,因而,只有走模式中两个体系紧密结合的路子,才能使小麦在生物和不利气象因素的强烈反复攻击下始终立于不败之地。

2.6 冷型小麦的培育

包括冷型小麦在内的冷型类小麦偏低的冠温和叶片逆向衰老小麦的叶色倒置均可遗传,因而,利用小麦冷温供体—小麦冷源—一种新发现的遗传源、或具有冷温特征的小麦材料、或具有叶片逆向衰老特征的小麦材料,通过多种育种手段,即可逐步培育出优良的冷型类小麦尤其冷型小麦,其中一些则兼具叶片逆向衰老的特征。另外,小麦的冷性化栽培亦可进行尝试,即在采取耕作、灌溉、施肥、防病虫害等措施时应密切注意冠温的变化,尤其注意和科学合理的降温相结合,使之成为栽培措施是否到位、小麦在该措施下是否具有恰当活力的强势信号,这是一条新的值得探索的路径。

2.7 冠层冷温在其他作物的表现

通过对大豆、绿豆、棉花、花生、玉米、谷子、大麦、豌豆等作物的研究,发现它们全都存在着冷温基因型,且这些基因型和较高的活力、旺盛的代谢、较高的生产能力相联系,因而,冠层冷温现象可能广泛存在于各种作物之中,由此可推知,对作物冷温现象的探索,有可能形成一个包括小麦在内的以冷温为基本特征的独特研究体系,并且逐步推出一批冷型作物品种和冷性化的栽培方法,从而为农业生产的发展做出更大、更突出的贡献。

3 核心理念

上述冷型小麦理论的各个方面,主要围绕着一个字展开,那就是铸造小麦的“快”,即使小麦代谢系统处于高效运转状态,尤其对于结实期产量最后形成起决定作用的源—流—库系统,其水流要快,养分流要快,以利于大的潜在库的创建和该库的充分填充。所以能够出现“快”的态势,关键在于并不首先考虑小麦局部内外性状的改善,而是首先着眼于小麦整体代谢水平的提高和全局代谢功能的进步,因为,整体对局部起着主导作用,整体的性质与功能制约着局部的性质与功能,这是一种战略思维,在于从根本上促使小麦从当前状态向目标状态演化。这种整体性的提高和改善,直接依赖于小麦动力水平的提升,此种提升主要包括两个方面的内容:首先是以

水分代谢为基础,以植株蒸腾为主要驱动力,构建起包括光合、呼吸、矿质营养、有机物运输等在内的高效互动体系,使水分、有机物和无机离子能在与之紧密关联的动力系统驱动下快速、顺畅的到达植株任何所需部位;其次,还要构建起“接力式”养分输往籽粒库的驱动机制,并使之处于激活状态,以促进养分以更为活跃的态势向籽粒库填充。上述两方面是提升小麦动力系统水准的关键性内容,属核心法则,具有非常重要的意义。至于该核心法则如何实现,则可从多个途径进行,既可精细到对有关细胞结构的厘革、对某些酶和激素活力水平的提升以及和动力系统有关的某些基因的激活和改造等,也可从较为宏观的途径对小麦有关性状进行改良,其中前面提及的“冷温”和“倒置”则是成效显著、较易实现的路径,因为具有冷温特征的冷型类小麦尤其冷型小麦往往和较为发达的动力系统相联结,从而能更好地驱动水分、养分的有序运动,这类品种的育成显然有益于小麦动力系统水平的提升;具有叶色倒置即叶片逆向衰老特征的小麦,则和结实期养分向籽粒库输送受制于更为发达、更为强势的动力系统相呼应,这类品种的育成会进一步提高小麦动力系统的水准,如果将“冷温”和“倒置”结合起来,则会产生更好的叠加效应。包括动力系统在内的小麦生命网络运行状况可用一组简单且易于观测的热学和光学物理量——冠层温度和叶色配置进行衡量,这些是较好地反映小麦整体代谢水平的指示器,它们的测定必须立足于Ⅲ级气候系统,于是,这个以I、II级气候系统为背景的Ⅲ级系统就成为小麦和环境实现深度融合并进行精细育种、栽培等一系列精细农业操作的最终归宿。

4 前景展望

冷型小麦理论形成的时间不长,尚有许多工作要做,存在很大的上升空间,比如,Ⅲ级气候系统中小麦复合体在体性状和离体性状互动规律的进一步揭示;控制冷型小麦“冷”的基因或系列基因及其定位;冷型小麦冷温特性遗传规律的进一步阐明以及小麦冷源“冷”的传递法则的进一步确定;冷型小麦具有广幅生态适应性在机理上的深层次揭示;小麦叶片衰老中“接力式”灌浆模式和正常衰老的“一叶直通式”灌浆模式在机理方面的深入比较和探讨;一批农作物冷温基因型的个性和共性研究以及冷温作物研究体系建立可能性的探讨等。实践方面也有大量工作需要,比如,建立强大的小麦低温种质资源库;建立培育冷型类小麦尤其冷型小麦的小麦冷链系统;实现冷型小麦育种体系和分子抗病育种体系实质上的结合;其他许多农作物冷温基因型培

育工作的逐步开展;对小麦和其他一批农作物进行冷性化栽培的尝试,使栽培全过程必然出现的冷热起伏成为判断栽培措施是否科学合理的有力武器等。

随着时间的推移,已有越来越多的冷型和冷尾小麦登上生产舞台,其中不乏具有叶片逆向衰老特征者,这说明,小麦冷性化即逐步提升小麦品种在活力阶中地位的进程正悄然兴起并呈现出越发兴旺的趋势,我们需要在理论和实践上作出更大努力,以促进我国小麦和其他农作物的研究和生产上升到一个新的层次。

参 考 文 献

- [1] 张嵩午. 小麦冷域问题. 中国农业气象, 1991, 12(2): 1—6.
- [2] 张嵩午, 宋哲民, 曹翠兰. 小麦冷温群体研究. 中国农业气象, 1995, 16(4): 1—6.
- [3] 张嵩午. 小麦温型现象研究. 应用生态学报, 1997, 8(5): 471—474.
- [4] 张嵩午, 王长发. 冷型小麦及其生物学特性. 作物学报, 1999, 25(5): 608—615.
- [5] 张嵩午, 王长发. K型杂交小麦901的冷温特征. 中国农业科学, 1999, 32(2): 47—52.
- [6] 苗芳, 冯佰利, 周春菊, 等. 冷型小麦叶片显微结构的一些特征. 作物学报, 2003, 29(1): 155—156.
- [7] 苗芳, 张嵩午, 王长发, 等. 小麦低温种质的器官结构特征. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1499—1507.
- [8] 苗芳, 张嵩午, 刘国都. 冠层温度中间型小麦叶片的显微结构特征. 西北农业学报, 2004, 13(4): 9—12.
- [9] 王长发, 张嵩午. 冷型小麦旗叶衰老和活性氧代谢特性研究. 西北植物学报, 2000, 20(5): 727—732.
- [10] 王长发, 张嵩午. 冷型小麦叶片光合特性研究. 西北农业学报, 2000, 9(6): 1—5.
- [11] 张嵩午, 王长发, 冯佰利, 等. 冠层温度多态性小麦的性状特征. 生态学报, 2002, 22(9): 1414—1419.
- [12] 张嵩午, 苗芳, 王长发. 小麦低温种质及其叶片的光合性能和结构特征. 自然科学进展, 2004, 14(2): 179—184.
- [13] Zhang SW, Miao F, Wang CF. Low temperature wheat germplasm and its leaf photosynthetic traits and structure characteristics. Progress in Natural Science, 2004, 14(6): 483—488.
- [14] 赵鹏, 王长发, 李小芳, 等. 小麦籽粒灌浆期冠层温度分异动态及其与源库活性的关系. 西北植物学报, 2007, 27(4): 715—718.
- [15] 张嵩午, 王长发, 冯佰利, 等. 灾害性天气下小麦低温种质的性状表现. 自然科学进展, 2001, 11(10): 1068—1073.
- [16] Zhang SW, Wang CF, Feng BL et al. Some traits of low temperature germplasm wheat under extremely unfavorable weather conditions. Progress in Natural Science, 2001, 11(12): 911—917.
- [17] 张嵩午, 王长发, 冯佰利, 等. 冷型小麦对干旱和阴雨的双重适应性. 生态学报, 2004, 24(4): 680—685.
- [18] 冯佰利, 张宾, 高小丽, 等. 抗旱小麦的冷温特征及其生理特性分析. 作物学报, 2004, 30(12): 1215—1219.
- [19] 冯佰利, 高小丽, 王长发, 等. 干旱条件下不同温型小麦叶片衰老与活性氧代谢特性的研究. 中国生态农业学报, 2005, 13(4): 74—76.

- [20] Feng BL, Yu H, Hu YG, et al. The physiological characteristics of the low canopy temperature wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under simulated drought condition. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(6): 1229—1235.
- [21] 许秀娟, 张嵩午. 冷型小麦灌浆期农田小气候特征分析. *中国生态农业学报*, 2002, 10(4): 34—37.
- [22] 严菊芳, 张嵩午, 刘党校, 等. 干旱胁迫下不同温型小麦农田微气象特征研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2006, 34(10): 49—54.
- [23] 许秀娟, 张嵩午. 冷型小麦灌浆期农田土壤热通量的分析. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2001, 29(5): 70—74.
- [24] 严菊芳, 张嵩午. 不同温型小麦灌浆结实期农田热量平衡及其气象效应. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2007, 35(9): 49—52, 57.
- [25] 许秀娟, 张嵩午. 冷型小麦灌浆期农田水分利用状况初探. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2003, 31(5): 13—16.
- [26] 严菊芳, 张嵩午. 渭北旱塬不同温型小麦农田水分利用状况初探. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(6): 66—69.
- [27] 周春菊, 张嵩午, 王林权, 等. 冷型小麦氮素吸收积累特性的研究. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(2): 162—168.
- [28] 周春菊, 张嵩午, 王林权, 等. 灌浆结实期冷型小麦叶片氮含量变化的研究. *土壤通报*, 2006, 37(3): 550—554.
- [29] 周春菊, 张嵩午, 王林权. 冷型小麦叶片磷素吸收积累特性的研究. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(6): 1062—1067.
- [30] 张嵩午, 刘党校. 冷型小麦品质稳定性的研究. *自然科学进展*, 2007, 17(1): 29—34.
- [31] 张嵩午, 刘党校. 小麦冠温的多态性及其与品质变异的关联. *中国农业科学*, 2007, 40(8): 1630—1637.
- [32] 张嵩午, 王长发. 小麦冷源及其性状特征的研究. *中国农业科学*, 2001, 34(1): 40—45.
- [33] Zhang SW, Wang CF. Study on wheat cold source and its characters. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1(2): 132—137.
- [34] 张嵩午, 冯佰利, 王长发, 等. 小麦冷源及其在干旱条件下的适应性. *生态学报*, 2003, 23(12): 2558—2564.
- [35] 张嵩午, 刘党校, 王长发, 等. 不同气象条件下小麦冷源的品质变异. *生态学报*, 2009, 29(1): 291—297.
- [36] 张嵩午, 王长发, 姚有华. 小麦叶片的逆向衰老. *中国农业科学*, 2010, 43(11): 2229—2238.
- [37] Zhang SW, Wang CF, Yao YH. Inverse leaf aging sequence (ILAS) and its significance of wheat. *Agricultural Science in China*, 2011, 10(2): 207—219.
- [38] 张嵩午, 王长发, 苗芳, 等. 旗叶先衰型小麦生长后期顶三叶光合特性及其意义. *作物学报*, 2012, 38(12): 2258—2266.
- [39] 张邦杰, 石华荣, 李毅博, 等. 2种生态条件下冬小麦非顺序衰老过程中同化物积累及转运特性. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(5): 93—99, 113.
- [40] 邢建军, 汤毛月, 杜光源, 等. 叶片遮阴处理对逆序小麦灌浆特性的影响. *西北农业学报*, 2018, 27(8): 1104—1111.
- [41] 张嵩午. 冷型小麦的概念 特性 未来. *中国科学基金*, 2006, 20(4): 210—214.
- [42] Zhang SW. Content, characteristics and future of cold type wheat. *Science Foundation in China*, 2007, 15(1): 51—56.
- [43] 张嵩午, 王长发. 小麦低温基因型的研究现状和未来发展. *中国农业科学*, 2008, 41(9): 2573—2580.
- [44] Zhang SW, Wang CF. Research status quo and future of low temperature wheat genotypes. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 7(12): 1413—1422.
- [45] 张嵩午. 小麦的冷温状态和逆向衰老. *中国科学基金*, 2011, 25(3): 148—153, 163.

A Theoretical Profile on Cold-type Wheat

Zhang Songwu*

Cold Type Wheat Subject Group, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Xianyang 712100

Abstract Cold-type wheat is an adaptive response to Climatic system III against the backdrop of Climatic systems I and II. The Paper briefly introduces the theoretical basis of cold-type wheat starting from the concepts of three Climatic systems and temperature and cold types of wheat, and analyzes ecological and physiological mechanisms in resistance and yield increasing of cold-type wheat in terms of potential sink capacity, cold-temperature condition, reverse leaf aging, and driving factor-involving models for wheat to increase and stabilize its yield, with the intention that wheat progressively and deeply adapts itself to its environments so as to progressively and deeply increase its high and stable yield and high quality and efficiency to a higher level.

Keywords cold-type wheat; Climate system III; temperature type; reverse leaf aging; driving factor-involving model

(责任编辑 吴征天)

* Corresponding Author, Email: coldwheat803@163.com