

黄土旱塬地区小麦抗旱性的 生理生态分析

陈培元 詹谷宇* 谢伯泰*

提 要

对两个抗旱性强的旱地小麦品种和一个抗旱性弱的水地品种,在不同水肥条件下进行了生态生理学的系统比较研究。结果表明,两个旱地品种分别属于御旱力较强的旱肥型和耐旱力较强的旱薄型。它们各自形成的系统发育条件和适应干旱的方式有所不同。在黄土旱塬地区,抗旱育种指标应着重于御旱性状,各项耕作栽培措施应紧紧围绕“种好”、促进种子根下扎、培育壮苗这一中心环节。鉴定抗旱性的田间试验应采用水肥双重控制法。

黄土旱塬是我国重要的小麦产区,增产潜力大^[1],但水分和肥力是限制产量的两个主要因素^[2]。从作物本身研究其适应干旱的方式,是选育优良抗旱品种、制定抗旱增产措施的共同要求。建国以来,我国先后育成了碧蚂1号,农大311,华北187,武农132,旱选10号,渭麦5号、丰抗13号等旱地优良品种,成绩很大,各地在栽培措施上也积累了丰富的经验。然而,在其理论和方法上,以往研究得较少,对它还缺乏规律性的认识。

碧蚂1号是世界上仅有的、面积达到近亿亩的两个小麦品种之一。在我国主要产区—华北中熟冬麦区,曾以压倒优势取代了其他旱地品种^[3],除了产量高、品质好、综合性状优良外,其突出的特点是适应旱地能力特别强。它的抗旱性强,为人们一致公认。研究这样一个小麦生产史上罕见品种适应干旱的特性,无疑有助于从理论上阐明本地区冬小麦抗旱性的一般规律,有助于解决小麦生产和抗旱育种中的各种问题。

材 料 与 方 法

从品种比较着手,在不同土壤供水条件下,对三个不同类型品种进行对比,除碧蚂1号(B)外,西农6028(X)是典型的水地品种,抗旱性差,大荔52(D)是典型的旱地地方品种,抗旱性也很强,都属于半冬性,生育期基本一致。试验在干旱室和遮雨棚等控制水分设施下进行,包括:盆栽试验3年,田间试验3年,根系观察2年,断根试验2年,品种抗旱性直接鉴定试验2年,萎蔫试验1年,以及大田调查和挖根系剖面等。试盆直径20cm,高25cm,每盆装土8kg,施入N 1g, P_2O_5 0.4g, K_2O 0.7g,拔节前追施 N 0.4g。按索科洛夫法装盆,盆面铺0.5cm的粗石英砂,厚约1cm。垆土耕层容重为 $1.3g/cm^3$,最大持水量为干土重的35.2%,对照全生育期的土壤湿度维持在最大持水量的70%,各干旱处理均为35%。田间试验分别在无底隔离池和一般试验地上进行。

* 现在在陕西省微生物研究所工作。

每个隔离池面积为 $4 \times 5 = 20\text{m}^2$ ，其上遮雨棚为 36m^2 ，试验期间按需要控制水分，不定期测定 2 m 深度内的土壤含水量。另外，设计了一种可以观察根系生长动态的根系盒^[13]。

研究结果

(一) 产量分析

表 1 是田间试验结果，西农6028对土壤干旱最敏感，受旱减产幅度最大，平均为 37.1%，大荔52最小，为13.8%，碧蚂1号居中，为18.9%，其中的一组试验减产幅度小于大荔52。

表 2—3 是盆栽试验结果。尽管盆栽的土壤干旱程度比田间试验要严重，受旱减产幅度也更大，但品种差异却不及田间试验显著。田间品种间减产幅度相差23.3%，盆栽试验只有9.8%。品种之间抗旱性的差异之所以在盆栽产量结果中没有得到充分反映，显然和其根系受到试盆容积的限制有关。根系越发达，分布越深的品种，受到的影响也越大。可见，盆栽试验虽然便于控制水分，研究抗旱性有其方便之处，但必须充分估计到

表 1 在不同供水下，不同类型品种的产量比较(大田)

年 份	产量(kg/亩)	碧蚂 1 号		西农6028		大荔52	
		受旱	对照	受旱	对照	受旱	对照
1963—1964	绝对值	126	143	109	155	90	118
	受旱为ck%	88.1	—	70.3	—	76.3	—
1964—1965 (I)	绝对值	170	210	126.5	232	151	184
	受旱为ck%	72.6	—	54.6	—	82.1	—
1964—1965 (II)	绝对值	181.5	220	132	207	155.5	155
	受旱为ck%	82.5	—	63.7	—	100.8	—

表 2 在不同供水下，水地和旱地小麦品种产量比较(盆栽)

年 份	产量(g/盆)	碧蚂 1 号		西农6028	
		受旱	对照	受旱	对照
1962—1963	绝 产 值	8.3	26.0	7.7	26.4
	受旱为ck%	31.9	—	29.2	—
1963—1964	绝 对 值	7.5	15.9	7.7	15.2
	受旱为ck%	47.1	—	50.7	—

表 3 在不同水肥条件下，不同类型品种产量比较(盆栽)

产 量 (g/盆)	碧蚂 1 号			西农6028			大荔52		
	干旱	干旱低肥	对照	干旱	干旱低肥	对照	干旱	干旱低肥	对照
绝对值	19.6	10.3	32.0	18.8	9.9	31.2	19.5	10.8	27.8
受旱为ck%	61.3	32.2	—	60.3	31.7	—	70.1	38.8	—

它的这种局限性。

(二) 抗旱性状分析

1. Levitt把植物的抗旱性分为御旱力 (drought avoidance) 和耐旱力 (drought tolerance) 两种机制, 前者指植物保持体内高含水量的特性, 后者则专指细胞忍耐低含水量的特性^[4], 我们用经受脱水和过热后细胞质膜透性的变化来表示其耐旱力, 从表4可以看到, 供水良好时 (ck), 抗旱性强的品种透性较高, 反映了它们在系统发育中经受的干旱环境的不利影响, 或者说是一种适应。而在经受半小时40—42℃高温或2小时1:1 H₂SO₄低湿空气密闭器内的脱水后, 其细胞质膜透性变化的幅度却比抗旱性差的品种要小, 尤其是大荔52, 若以对照为100%, 其变幅平均只有7.7%, 碧蚂1号为15.5%, 西农6028则达32.9%。

表4 不同类型小麦品种耐高温和耐脱水性能比较

处 理	品 种	介质外渗量(NaClppm/g.10ml)	为对照的%
对 照	西农6028	44.1	—
	碧蚂1号	60.9	—
	大荔52	56.1	—
高 温 (40—42℃ 0.5小时)	西农6028	68.0	152.1
	碧蚂1号	75.2	123.4
	大荔52	64.0	114.0
脱 水 (1:1H ₂ SO ₄ 密闭2小时)	西农6028	41.7	113.7
	碧蚂1号	52.8	92.4
	大荔52	55.7	98.7

植物的御旱力或者说维持体内正常水分平衡的能力, 可以有条件地用相对膨压、饱和亏和白日水分亏缺等指标来表示^[5]。抗旱性强的两个旱地品种在供水良好时, 相对膨压低于水地品种, 饱和亏和白日水分亏缺则较大, 同样反映出它们系统发育中所受到的影响, 并且在受旱时, 变幅也都较小, 这些和耐旱力的表现是一致的。

所不同的是, 从变化幅度大小的顺序看, 西农6028最大, 上述三项指标在受旱时的变幅依次为4.9%, 80.7%, 91.3%; 大荔52其次, 为3.2%, 31.2%, 23.6%; 碧蚂1号则为1.5%, 1.4%和19.8%。由此看出, 两个旱地品种都兼具较强的耐旱力和御旱力, 大荔52似乎耐旱力更强一些, 碧蚂1号则在御旱力方面胜过前者 (表5—7)。

表5 三个小麦品种相对膨压的变化

品 种	处 理	相对膨压	重复	受旱植株 为对照的%
西农6028	对照	93.8	8	—
碧蚂1号		92.4	4	—
大荔52		91.1	4	—
西农6028	受旱	89.2	4	95.1
碧蚂1号		91.0	4	98.5
大荔52		88.2	4	96.8

表6 三个小麦品种叶片水分饱和亏的变化

品 种	处 理	饱和亏%	重复	受旱植株 为对照的%
西农6028	对照	5.96	8	—
碧蚂1号		7.62	4	—
大荔52		8.95	4	—
西农6028	受旱	10.77	4	180.7
碧蚂1号		7.51	4	98.6
大荔52		11.74	4	131.2

表 7 三个品种叶片白日水分亏缺量的变化

品 种	处理	叶片含水率%		白日水分亏缺量	亏缺%
		(6.30)	(14.30)		
西农6028	对照	71.7	68.9	2.8	3.81
碧蚂1号		74.3	67.1	7.2	9.69
大荔52		74.7	68.6	6.1	8.17
西农6082	受旱	70.9	65.6	5.3	7.48
碧蚂1号		70.8	65.3	5.5	7.77
大荔52		70.5	66.1	4.4	6.24

2. 从土壤—植物—大气系统来说, 外界水分条件改变时, 植株体内水分状况的变化最为直接。孕穗前后, 是小麦对供水最为敏感的需水临界期。在这段时期, 处在不同供水条件下的三个品种, 其叶片水分状况的变化有明显的差异。碧蚂1号功能叶的水分状况最稳定, 无论是干旱处理, 还是干旱加缺肥的处理, 和供水供肥良好的对照相比, 变幅都最小, 而且所测的各项指标都是如此(表8)。受旱时, 这个品种的自由水含量和对照相比, 基本上没有变化或略有增加, 平均为对照的102.1%, 西农6028则降低了, 为94.2%, 大荔52降低得更多, 为92.6%。在干旱的环境下, 保持较高的自由水含量, 被认为有利于植物体内各种生理代谢活动的进行, 是株体保持较好的水分平衡的一种反

表 8 不同水肥条件下三个小麦品种叶片水分状况比较

项 目	日期 (日/月)		供水供肥良好(ck)			干旱供肥良好			干旱缺肥		
			X	B	D	X	B	D	X	B	D
叶 片 总含水量%	8/4	测定值	80.2	78.3	79.1	79.2	78.7	77.8	79.6	78.3	78.9
		为ck%	—	—	—	98.8	100.5	98.4	99.5	100.0	99.7
	24/4	测定值	80.4	78.6	81.3	81.3	79.4	76.8	81.3	79.5	85.8
		为ck%	—	—	—	101.1	101.0	94.5	101.1	101.1	105.5
叶片自由水 含 量 %	8/4	测定值	68.5	64.7	65.5	63.3	65.5	60.8	62.9	69.5	58.4
		为ck%	—	—	—	92.4	101.2	92.8	91.8	107.4	89.2
	24/4	测定值	76.8	72.2	75.6	73.3	72.6	69.9	74.7	71.5	72.6
		为ck%	—	—	—	95.4	100.6	92.5	97.3	99.0	96.0
叶片束缚水 含 量 %	8/4	测定值	11.7	13.6	13.6	16.9	13.2	17.0	16.7	16.8	20.5
		为ck%	—	—	—	144.4	97.1	125.0	142.7	123.5	150.7
	24/4	测定值	36	64	5.7	8.0	6.8	6.9	6.6	8.0	13.2
		为ck%	—	—	—	222.2	106.3	121.1	183.3	125.0	231.6

映。此外, 碧蚂1号在受旱时束缚水升高的幅度不大, 平均为对照的113.0%, 而西农6028和大荔52分别升高到173.2%和157.1%。这和不同供水条件下三个品种叶片水分状况的变幅大小以及自由水含量的高低是一致的。整个生长盛期的表现也是如此(图1-4)。因此, 碧蚂1号的植株水分状况也反映了它较强的御旱力。至于大荔52, 它在不同供水条件下的水分状况却相当不稳定。

3. 比较两个旱地小麦品种在不同处理中的产量, 我们已经看到, 就受旱减产幅度来

说,大荔52最小,抗旱性似乎最强,而从干旱条件下的绝对产量看,碧蚂1号比前者

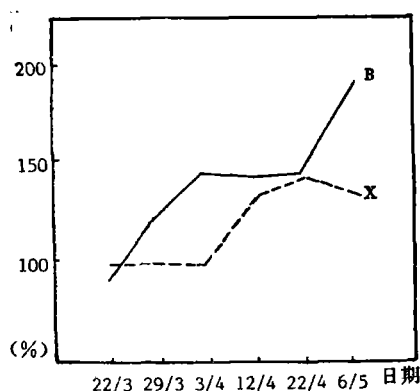


图1 不同品种小麦在拔节—抽穗期受旱后叶片自由水含量的变化

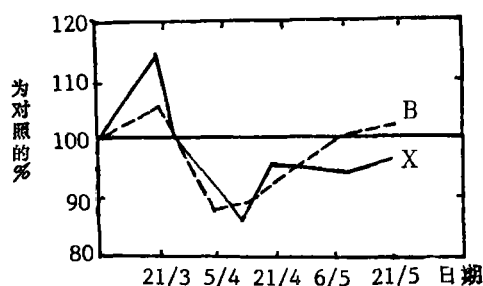


图2 不同品种小麦在拔节—抽穗期受旱后叶片吸取力的变化

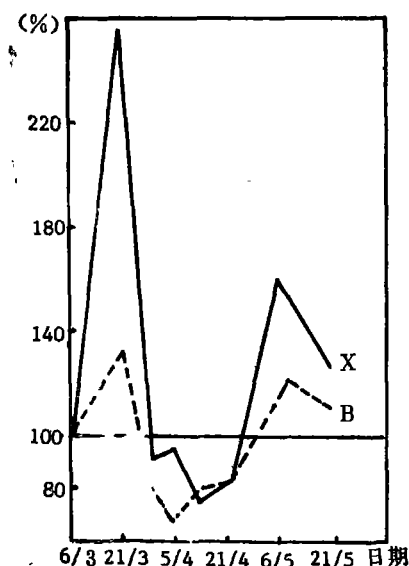


图3 不同品种在拔节—抽穗期受旱后自由水束缚水的变化

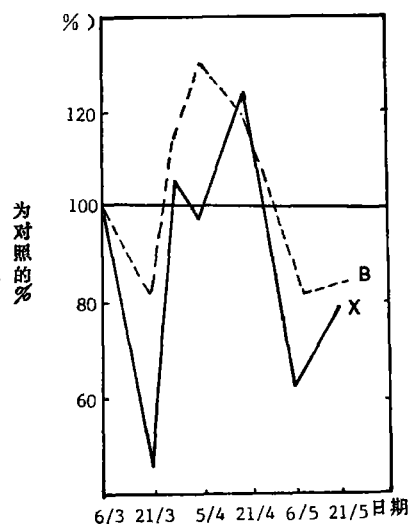


图4 不同品种在拔节—抽穗期受旱后叶片束缚水含量的变化

高,又可以认为碧蚂1号的抗旱性胜过大荔52。究竟哪个抗旱性更强呢?

Maximof认为,“抗旱性就是一种在永久萎蔫之后,不论对于植物本身或者对于它们所产生的产量都受到最小损害而且容易恢复过来的能力”^[6],并且举出 Tymanoff 的试验,抗旱性有明显不同的春小麦品种,经过两个多星期永久萎蔫后,使这些处在抽穗始期的植株再复水,然后统计它们的存活率,抗旱品种存活率高。他强调的实质上是耐旱力对抗旱性的决定性作用。这个意见是正确的,但不全面。

抗旱性是一个综合复杂的概念,地域性、时间性和条件性都很强。例如,在我国黄土旱塬地区,并不总是发生使作物遭受长时间永久萎蔫的那种干旱,抗旱性也不是越强越

好, 因为抗旱性的加强, 通常是以降低生长速率为代价的。我们还注意到, 碧蚂1号在干旱条件下的绝对产量虽比大荔52高, 但盆栽试验的干旱低肥却是例外。这说明, 各品种的产量次序, 不仅在不同干旱程度下不一定相同, 而且在不同肥力水平下也会不同。在农业上, 鉴定作物抗旱性的田间试验应采用水肥双重控制法, 也就是说, 不但要考虑当地的水分条件, 而且要从实际的肥力条件 and 生产水平出发。

4. 从两个旱地品种抗旱性的差别及其适应情况可以得出, 是御旱力而不是耐旱力, 对本地区冬小麦适应干旱具有决定性的影响, 尽管二者不可分割。

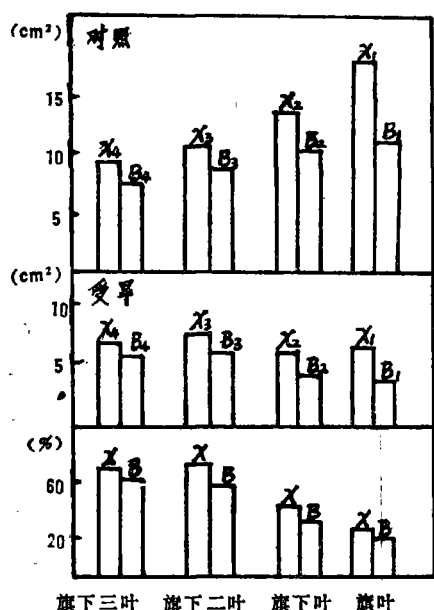


图5 不同供水条件下两个小麦品种各层次叶片叶面积的变化

为了深化这一认识, 我们从不同类型品种对水分的吸收、传导和蒸腾消耗诸方面, 进一步加以分析。

减少蒸腾表面, 有利于在干旱环境下较好地保持水分平衡, 维持细胞膨压和生理功能, 是植物适应干旱的一种重要方式。表9是在良好供水条件下, 三类品种叶片形状和大小的比较, 抗旱性强的小麦, 通常单叶面积和单株叶面积都较小, 反映出遗传上的差异。拔节到抽穗, 是小麦营养生长和生殖生长平行不悖的阶段, 此时受旱, 显著地影响到叶面积的扩展。出现越迟的叶子, 受到的影响越大, 以对照为100%, 受旱叶片的单叶平均面积自下而上依次为73%, 71%, 43%, 29%。抗旱性强的品种受到的影响更大(图5), 也就是说, 它的叶片生长对干旱的反应更敏感。这似乎和抗旱品种在受旱时能维持相对较高的生长速率这一事实相矛盾。如果进一步

分析一下整个植株的情形, 可以看到, 受旱后小麦根部和地上部分之间, 地上部分器官中, 茎鞘和叶之间, 营养器官和繁殖器官之间的比例, 都发生了适应环境的变化。御旱力强的品种, 叶器官减幅相对较大, 其他部分器官, 特别是根系, 其减幅相对较小(表10), 器官之间的这种调整, 更有利于保持植株体内的水分平衡, 这样, 从其整体来说, 受旱时抗旱性强的小麦品种, 其植株生长速率和产量仍相对地较高。

由此我们认为, 干旱对植物不同器官部分生长的影响是不同的。一般情况下, 蒸腾器官受到的影响要比非蒸腾器官大, 各蒸腾器官中, 蒸腾量越大的器官, 受到的影响也越大, 从而导致器官比例的调整, 这种反馈, 使植物本身能更好地去适应环境。抗旱性越强的品种, 表现得越明显, 这至少对小麦来说是如此。因此, 小麦的株型是反映抗旱性强弱的重要形态特征之一。

5. 旱性结构: 抗旱性强的小麦品种, 叶片的旱性构造比较发达, 例如单位叶表皮(下表皮)的细胞数较多较小, 气孔频率大(表11), 维管束较密较发达。大荔52尤其如此, 以西农6028的气孔频率和相同视野下的细胞数为100和100, 碧蚂1号相应为104.9和100.6, 大荔52为111.6和113.6。关于旱性结构的意义, Levitt指出, 在同一作

物不同品种之间, 细胞大小和它的耐旱性之间, 存在着非常显著的负相关^[4], 细胞较小的品种, 通常能较好地忍受缺水和不良环境。

碧蚂1号的一个显著特征是: 茎叶蜡被物特别多, 呈泛白的兰绿色, 比叶厚度大(表12)。经观察, 通常在光照充足、空气湿度低、特别是土壤干旱但较肥沃的条件下, 形成蜡被物较多。天气晴朗的年份同一块麦田, 生长在堆积过土粪而地面略隆起、密度较稀或地边的植株, 蜡被物便显著增多。并且和比叶厚度的增大相联系。它们也是

表9 不同类型小麦品种叶片形状和大小比较

品 种	旗 叶			旗 下 叶			旗 下 二 叶		
	长	宽	面积	长	宽	面积	长	宽	面积
大 荔 52	19.4	1.00	19.40	25.4	0.97	24.63	23.2	0.94	21.80
碧蚂1号	18.8	1.39	26.07	24.5	1.22	29.93	24.3	1.27	30.77
西农6028	21.9	1.64	35.82	38.0	1.40	39.04	25.9	1.31	33.98

注: 20个重复,

单位: cm, cm²

表10 不同水肥条件下不同品种根冠比比较

品 种	盆 栽		田 间	根 系 盆
	水肥良好	干旱缺肥		(水肥良好)
西农6028	1: 8.25	1: 7.73	1: 9.34	1: 10.73
碧蚂1号	1: 8.74	1: 5.79	1: 8.71	1: 9.26
大荔52	1: 11.21	1: 5.51	1: 7.75	—

表11 不同类型品种叶片解剖构造比较(旗叶)

品 种	日期	重复	80倍视野	气孔频率/cm ²	80倍视野	细胞大小
			下气孔数		下细胞数	
西农6028	1964—20/5	20	111.6	3078	669	0.00542
碧蚂1号		20	117.1	3229	673	0.00539
大荔52		20	124.5	3434	760	0.00465
西农6028	1964—21/5	20	111.5	3075	661	0.00549
碧蚂1号		20	118.7	3274	683	0.00531
大荔52		20	119.7	3301	718	0.00505

表12 不同类型小麦品种生育各阶段比叶厚度比较

品 种	比 叶 厚 度 (mg/cm ²)													
	22/11	6/12	28/12	7/1	23/1	6/2	20/2	10/3	25/3	8/4	24/4	10/5	27/5	
西农6028	3.68	4.72	6.11	7.35	6.28	7.19	5.72	4.83	4.55	3.90	3.13	3.62	3.33	
碧蚂1号	4.16	5.36	5.43	7.76	6.11	6.78	5.53	5.14	4.73	4.00	3.47	4.46	—	
大 荔52	3.66	5.53	5.54	6.41	6.10	6.59	5.28	5.09	4.55	4.06	2.86	3.78	—	

在干旱环境下形成的，也是旱性结构发达的一种表现。由此看出，水分和营养条件的变化，都能定向地影响植物器官组织的构造。干旱环境下由于植物所处的营养环境不同，旱性结构趋于发达所循的方向也就不同，可以概括为旱薄和旱肥两种变化方向。

6.蒸腾耗水：已经查明，旱性结构趋于发达，在多数情况下，不是降低而是加强蒸腾作用，并且，也加强了植物本身对蒸腾的调节能力。多次测定表明，抗旱性强的品种的蒸腾强度比抗旱性差的品种要大（表13），大荔52和碧蚂1号分别要比西农6028高出22%和11.7%。这说明，供水状况好时，抗旱性强的品种用水并不节约（表14）。测定蒸腾强度只能反映瞬时水分支出的强度因素。为了了解其全貌，我们考察了不同品种的耗水量。

耗水量和蒸腾强度的测定结果一致。土壤供水充足时，旱地小麦全生育期总耗水量和各阶段耗水量并不比水地品种少，甚至还要多一些，水分利用效率则较低。受旱时，

表 13 不同类型小麦品种蒸腾强度比较

品 种	时 间	蒸 腾 强 度 (mg·dm ⁻² ·h ⁻¹)	测定时环境条件		
			温 度(℃)	相 对 湿 度(%)	风 速(m/s)
西农6028	上午	1.775	20.8—2.6	67—70	<1
碧蚂1号		1.905			
大 荔52		1.851			
西农6028	下午	96	27.6—29.0	68	<1
碧蚂1号		2.533			
大 荔52		2.992			

重复次数：上午13次，下午10次。

表 14 不同类型小麦品种耗水特性比较

品 种	项 目	出苗—分蘖	分蘖—返青	返青—拔节	拔节—抽穗	抽穗—开花	开花—乳熟	乳熟—成熟	全生育期
		21天	91天	38天	35天	4 天	23天	8 天	220天
西农6028	阶段耗水量	1152	4020	4189	4882	1319	5875	2281	23 718
	日平均耗水量	54.9	42.3	110.2	139.5	3298	255.4	285.1	107.8
碧蚂1号	阶段耗水量	1072	4118	4144	5812	1429	5486	2491	24 552
	日平均耗水量	51.1	43.4	109.1	166.1	357.3	238.5	311.4	111.6

耗水量单位：mm

表15 不同类型小麦品种的耗水系数和水分利用效率

品 种	处 理	籽粒产量 (g/盆)	耗 水 量 (kg/盆)	耗水系数	水分利用效率
西农6028	正常供水	26.4±2.2	23.7	900	1.11
	拔节—抽穗受旱	7.7±0.3	10.3	2117	0.47
碧蚂1号	正常供水	26.0±2.7	24.6	946	1.06
	拔节—抽穗受旱	8.3±0.7	10.6	1879	0.53

尽管两类品种耗水量都减少了,但前者耗水更节约,水分利用效率也相对较高(表15)。抗旱性强的小麦品种调节耗水能力之所以较强,除了蒸腾器官的扩展对水分条件更敏感外,也和气孔调节的功能有一定关系。从蒸腾日进程可以看到,耗水量最多的5月份,碧蚂1号的蒸腾强度在中午会出现下降,呈现双峰现象,水地品种西农6028则未见到(图6)。

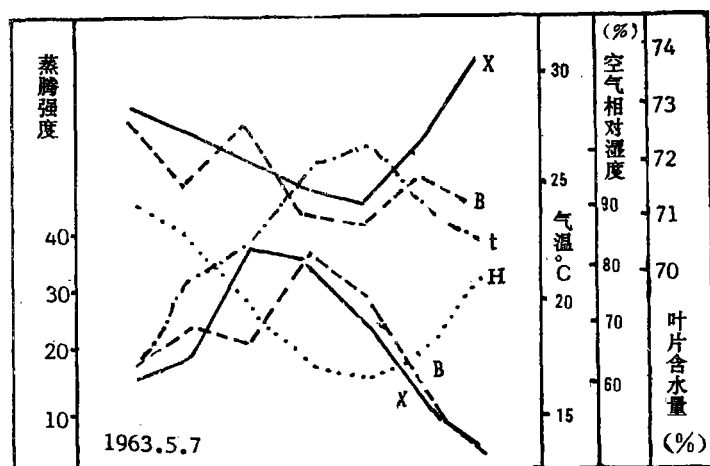


图6 旱地小麦品种和水地小麦品种蒸腾日进程比较

表16 不同类型品种叶片持水力比较

品种	鲜叶重(mg)	叶片持水力%	
		2小时	6小时
西农6028	885	85.6	74.5
碧蚂1号	245	90.8	79.4
大荔52	542	88.0	74.2

7.持水力:不同品种类型离体叶片的持水能力存在着一定的差别,旱地品种强于水地品种,离体两小时后,西农6028、碧蚂1号、大荔52的相对持水力分别为85.6%,90.8%,88.0%(表16,图17)。碧蚂1号的持水力较强,似乎和其蜡被物较多有密切关系。擦去蜡质后,持水力就降低(表17)。

表17 叶表面蜡质对其持水力的影响

处 理	器官部分	原 始 重 (mg)	持 水 力%	
			4.5小时	20小时
擦去蜡质	旗 叶	1336	68.1	54.2
	穗 下 茎	411	85.6	74.0
	鞘包穗下茎	721	77.3	65.7
未擦蜡质	旗 叶	1463	78.6	66.5
	穗 下 茎	432	84.5	74.5
	鞘包穗下茎	727	91.5	85.7

8.根系特性:水肥条件较好或一般水平下,西农6028和碧蚂1号的总根量比较接近,而在干旱条件下,后者的根量较大,高出西农6028的25.8—39.1%。大荔52无论是

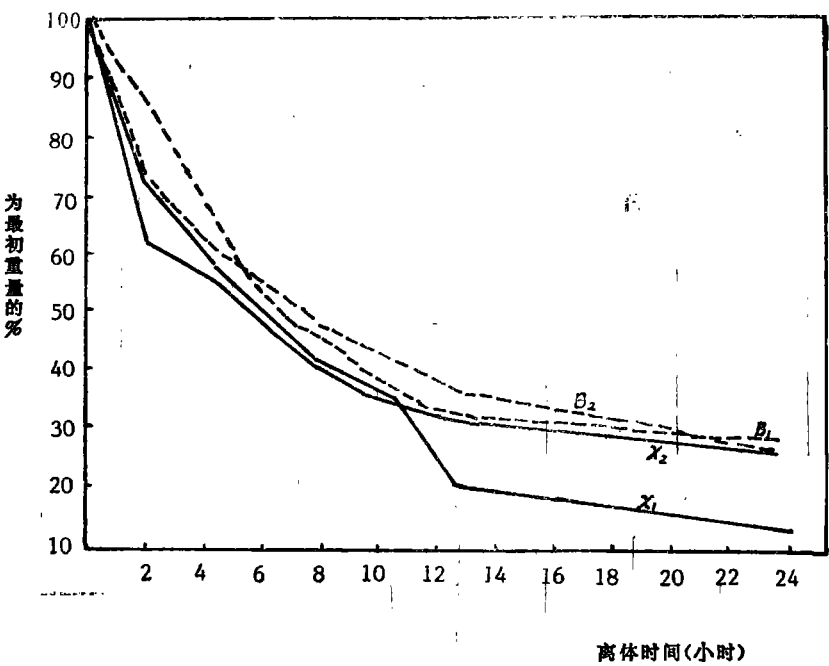


图7 旱地小麦品种和水地小麦品种叶片持水力比较
1——旗叶 2——旗上叶

单株总根量还是单位土体内的根密度都最少，只有盆栽试验干旱缺肥的处理，它的总根量比另两个品种多(表18)。

表 18 不同条件下不同类型小麦品种总根量比较

品 种	盆栽(20×25cm)			田间(一般水平)	根系盒(30×8×210cm)	
	水肥良好	干旱缺肥	干旱缺肥为对照%	(20×6×220cm)	水肥良好	干旱
西农6028	3.78	1.28	33.9	3.50	11.33	9.15
碧蚂1号	3.66	1.78	48.6	3.49	12.00	11.51
大荔52	2.48	1.96	79.0	2.89	—	—

根冠比对于中生栽培植物来说，和抗旱性确有良好的相关关系。Bray 研究了28种中生草本植物之后指出，根和茎叶的比值，在不同地理条件下是相似的，其比例随耐旱性的增加而增加。表10表明，大荔52的根冠比最大，特别是干旱缺肥的处理，达到0.182，但是，它在供水供肥充足时，都远比其他两个品种小，只有0.089，在一般情况下，碧蚂1号的根冠比值在0.108—0.173之间，都比西农6028的0.093—0.129要大，但在水肥条件好时，比西农6028要小。

就根系下扎速度来说，小麦的种子根向纵深方向伸展，而次生根略偏向水平方向扩展；种子根的出现比次生根约早25—30天，而当次生根开始形成时，气温不断下降，根的生长速率随着降低；特别是次生根处在近地表层，土温较低，而种子根此时已下伸到较深处，土温较高。因此，小麦植株根系扩展的深度主要决定于种子根。从表19数据可以看到，三类品种中，碧蚂1号种子根系的下扎速度最快，不但比根量少的大荔52下扎

得快得多，而且比根量相仿的西农6028下扎得快而深(图 8)。因此，无论从达到的深度、长度超过 2 米的根的条数、深层根量所占的比重来说，碧蚂 1 号都占有明显的优势(表20-21)。

表 19 不同类型小麦品种冬前和越冬阶段种子根下伸深度比较

观察日期	西农6028	碧蚂 1 号	大荔52
2/12	65	69	26
18/12	69	76	46
28/2	200	245	105

表20 旱地小麦品种和水地小麦品种种子根生长状况比较

西农6028		碧蚂 1 号	
总数	长度>2m数	总数	长度>2m数
5.6	4.2	14.5	9.0

表 21 不同类型小麦品种根系的层次分布

层 次 (cm)	西农6028		碧蚂 1 号		大荔52	
	根量	占%	根量	占%	根量	占%
0—20	2490	71.02	1630	46.7	1722	59.70
20—40	312	9.00	203	5.82	255	8.84
40—60	112	3.20	242	6.94	60	2.08
60—80	92	2.62	272	7.80	56	1.94
80—100	112	3.19	218	6.25	166	5.75
100—120	140	3.99	214	6.15	202	7.00
120—140	85	2.44	250	7.21	166	5.75
140—160	100	2.85	176	5.04	132	4.58
160—180	45	1.28	124	3.55	62	2.15
180—200	11	0.31	112	3.21	50	1.73
200—220	7	0.20	48	1.38	14	0.49

注：根量单位为毫克，深度未达到分布的最大深度

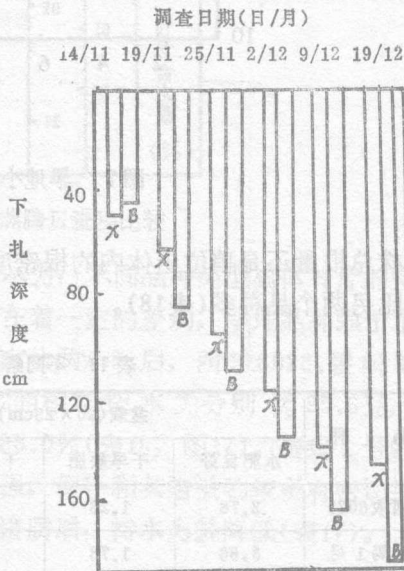


图8 旱地和水地小麦品种根系下扎动态图

就总根量来说，西农6028在一般水肥条件下和碧蚂 1 号不相上下，虽然它向深处扩展的根量比后者少得多，但0-40cm浅层根量都比碧蚂1号和大荔52高出52.9%和41.7%，占全部根量的比重，西农6028为80.02%，大荔52为68.54%，碧蚂 1 号 仅占52.52%。水地品种次生根比较发达，主要分布在浅层。浅层根系在吸收水分养分上占据有利地位，但这一层干湿交替较剧烈。因此，次生根在水肥条件不利时，可以完全不形成，而条件好时，可以加速形成，可以起到很大的调节作用。西农6028在次生根数目上并不显得突出，但在长度和侧根数量上明显地占有优势(表22)。

从以上考察中看出，三个小麦品种具有三种不同的根型，我们把它们称 做水 地型、旱肥型和旱薄型。大荔52属于旱薄型，其突出的特点是根冠比值大，但是它的 根量 少(单株或单位土体)，分布较浅(表19)，虽然它的根冠比值大，地上部分器官又具有很强

表 22 不同类型小麦品种次生根数目比较

品 种	干 旱	水肥良好
西农6028	20.5	24.4
碧蚂1号	16.6	26.5
大荔52	15.1	29.2

表23 小麦在生育期间的光合作用测定结果

测定日期	光合强度	测定日期	光合强度
1963—17/12	8.49	1964—20/6	8.64
1964—1/1	9.60	1964—5/5	13.70
1964—3/1	8.85	1964—1/5	8.57

(单位CO₂mg/dm²)

的调节或减少蒸腾耗水的构造或功能,但对于浅层土壤常出现水分枯竭或干湿交替现象的黄土旱塬地区来说,由于不能较好地利用深层水分,不可避免地仍会遭到严重的水分胁迫,从而迫使其加强耐旱的性状。另一类品种,则通过吸收深层较多的水分来维持其较好的植株水分平衡。它是决定御旱力强弱的最重要因素。西类旱地小麦品种在抗旱性状上最重要的区别是具有不同的根型^[7]。

Larson指出,低等植物和高等植物的种子、花粉粒以及休眠组织维持生存的主要机制是耐旱力,而高等植物维持生存的主要机制则是御旱力。从进化的观点看,植物由低级发展到高级,由单一细胞发展到具有发达的器官组织,使植物从单纯依靠耐旱力到更多地依靠御旱力。因而耐旱力在两种机制中更原始。就适应环境而言,耐旱力是被动力,御旱力则比较主动。当然,它们各自所起作用的大小,不仅决定于本身器官组织发展的程度或功能,而且决定于环境。如果干旱十分严酷,植物就必须更多地依靠耐旱力来维持其生存。

通过研究,我们确定了冬小麦的种子根系发育状况对其抗旱性的特殊重要意义。可以区分出三种根型,概括地说,水地型根型次生根较突出,旱肥型根型种子根发育较突出,旱薄型根型根冠比值大较突出。

关于种子根在本区小麦抗旱增产中的重要作用,还可以从以下几点得到进一步的说明。

(1)本地区年平均降水量约500—650mm,小麦一生耗水约300—480mm,降水量可以满足小麦生长的需要。

(2)小麦生育期间降水只有120—250mm,且变率大,每年春季小麦生长进入盛期后,需水量剧增,此时浅层水分常出现枯竭,需更多地利用较深土层内的水分。

(3)黄土土壤的土层深厚,蓄水力强,每米可蓄有效水分150—180mm。

(4)冬小麦的生长期始于雨季之尾,冬前和越冬阶段气温低,地温相对较高,有利于根系下扎。越冬温度条件比较温和,光合作用并不停止(表23)。仍能向根部不断供给光合产物,越冬期间尽管地上部分基本停止生长,但“上闲下忙”,根系仍在扩展和下扎,到返青前大体已达一生最大深度,生长较好,亩产200kg以上的麦田,根深可达8m。

上述特点说明,水分供需之间矛盾的焦点集中于小麦生长盛期土壤干湿交替剧烈的上层。因此在做好耕作蓄水保墒的同时,如何促进根系更好地利用深层贮水,便成为旱塬小麦抗旱增产的关键所在。

(三)光合性状分析

光合作用是产量形成的基础,蒸腾和光合,丰产性和抗旱性之间存在着矛盾,生产上对品种的要求是兼顾丰产性和抗旱性,二者如何统一?对于抗旱育种来说是一个基本问题。

抗旱性强的品种单叶和单株叶面积较小,功能期较短、落黄快,易早衰,总光合势较低。对丰产性来说是不利的,但光合强度往往较高(表24)。对三个品种进行了两年全生育期的生长分析,其净同化率也较高(表25),具有一定的补偿作用。但是正如Heath和Gregory指出的那样,叶面积扩展的速度是影响干物质积累的主要因素。因此,光合器官的适宜面积和比例,是兼顾丰产性和抗旱性的主要因素。从时间上说,小麦前期(苗期)气温低、蒸发小,土壤湿度一般较好,光合和蒸腾耗水之间的矛盾较小,后期气

表 24 不同类型小麦品种净光合速率比较 (单位 $\text{CO}_2\text{mg/dm}^2$)

测定日期	持续时间 (分)	重	品 种			测定时温度 ℃
		复	西农6028	碧蚂1号	大荔52	
28/3	20	8	5.62	12.59	9.21	22—26
30/3	20	8	11.40	8.80	10.30	23.5—26
31/3	18	8	18.10	17.50	24.90	21.2—24
20/4	20	8	8.64	10.59	10.30	
10/5	20	8	9.35	9.35	10.86	23—29
11/5	15	8	11.40	14.20	12.60	21.5—26
12/5上午	10	8	15.10	19.40	17.30	21—26
12/5下午	10	8	11.90	13.10	13.20	
13/5	15	8	12.70	16.60	14.80	23.5—28.5
13/5	10	2	12.90	14.40	13.40	
14/5	12	4	12.10	14.20	12.50	24—28.5

注:在晴天饱和光强下测定,年份为1964年。

表25 不同类型小麦品种净同化率比较

品 种	1963			1964				
	23/11—23/12—23/1—29/2—25/3— 8 / 4 —24/4— 5 / 5 —25/5							
西农6028	2.07	1.54	1.34	2.51	5.03	2.45	1.01	4.46
碧蚂1号	2.08	1.92	0.54	2.87	5.89	3.37	1.68	—
大荔52	1.50	1.93	0.51	3.02	6.56	4.65	1.07	—

温高,蒸发大,土壤水分不足,小麦生育处于旺盛阶段,对于水分的要求高,光合和蒸腾耗水二者的矛盾大。前期培育壮苗,地上部分有较大的生长量和叶面积,增加一点蒸腾耗水,不但和抗旱性的矛盾不大,而且由于能促进根系发展而有利于抗旱性,对丰产性也是有利的。而在后期,大荔52的叶面积失之过小,不利于丰产性,西农6028的叶面积,特别是叶身下披的品种的叶面积又偏大,不利于抗旱性。碧蚂1号后期4—5片

叶,比较适中。从图9可以看到,如果把三个品种前期和后期的叶面积,按大中小排列,那么碧蚂1号是前大后中,西农6028是前中后大,大荔52是前小后小。碧蚂1号叶面积的发展图式,最符合丰产性和抗旱性结合的要求。

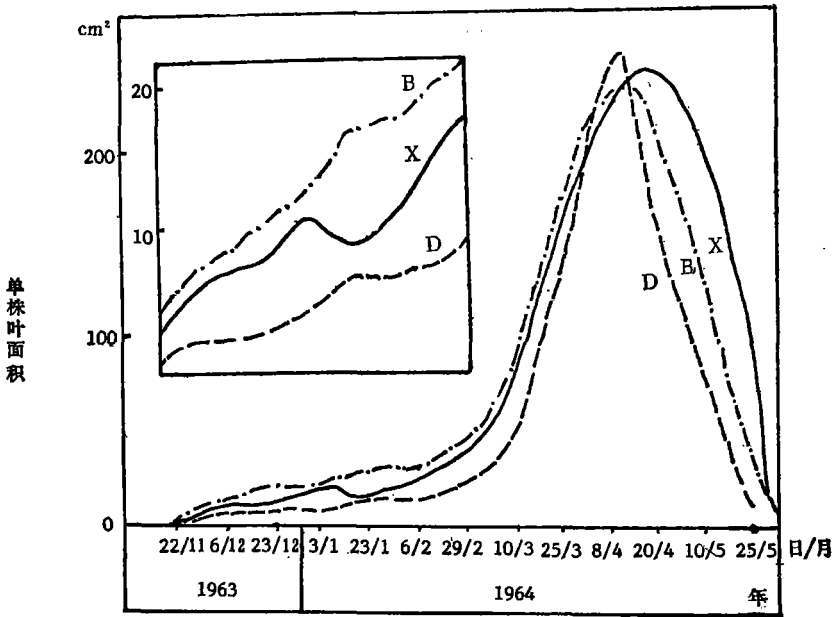


图9 不同类型小麦品种不同生育阶段单株叶面积发展模式。

讨 论

1.就冬小麦产量形成过程来说,冬前的叶面积和干物质的积累通常都不过为最高时期的10%左右。品种之间的相对差异容易受到忽视。然而,恰恰是冬前苗期的生长,对丰产性和抗旱性都特别重要。这一时期根基打得好,干旱年份有利于抗旱稳产,湿润年份有利于进一步增产。因此,选种工作必须特别重视苗期的长相势态。对于旱塬小麦栽培来说,水分供需的矛盾在后期,但劲必须用在冬前的苗期,各个环节,各项措施都要紧紧围绕培育壮苗和促进种子根下扎这个中心。

2.两个旱地品种从形态、解剖构造到生理代谢,存在着一系列显著差别,其中根型的差别起着主导作用。从生态学观点看,它们是在旱地不同的肥力条件下形成的。

以大荔52为代表的地方农家品种属于旱薄型。在旱薄生态条件下,形成了耐旱耐瘠薄的特性,品种的生产力低,丰产性和耐旱力之间矛盾较大。

以碧蚂1号为代表的旱肥型品种,是在肥沃的旱地条件下形成的。秋季,水分供需矛盾并不突出,肥的作用在苗期可以得到较好的发挥,旱肥生态条件起到一种蹲苗的作用。因此,旱肥生态条件和发展植株本身的御旱力联系在一起,丰产性和御旱力之间的矛盾较小,可以相对地统一。

3.抗旱育种指标和方法。

Kramer曾经指出:尽管抗旱性的研究已有很长的历史,但是迄今我们并不清楚,为

什么一些作物比另一些作物更抗旱? Asana对冬小麦产量形成生理学进行了一系列的研究,虽然也涉及抗旱性问题,但并没有和育种联系起来。Hurd指出,研究抗旱生理是研究抗旱遗传的前提,而二者对抗旱育种来说特别重要。我们认为,要真正解决这方面的问题,必须特别强调针对性,应集中力量对所研究的作物进行综合的考察和分析,从中找出起主导作用的因素,只有真正找到主导因素,才能有的放矢地提出可靠的、并不繁琐的指标和方法。

在抗旱育种指标方面,众说纷云,意见不一。过去提出的诸如分蘖多而细小,叶形窄长,叶色暗淡,秆细个子高等,都属于旱薄型的典型特征,并不适应当前旱塬生产条件的变化。根据已找到的决定本地区冬小麦抗旱性的主导因素。在确定抗旱育种指标上应特别重视:

(1)种子根发达:一般地说,籽粒大,胚大,品质好的品种,其种子根往往也较发达,也可以在实验室利用适当的渗透溶液进行种子萌发试验,我们发展了一种模拟田间的研究根系的简易方法^[13],也可以用来对不同品种的根系进行比较。

(2)具有旱肥型或旱地一类苗长相势态,壮而不旺,分蘖粗壮,分蘖力中等,叶色深绿有光泽,叶片厚实,叶形较宽短。通过地上部分,可以间接了解其根系的概貌。

(3)具有旱肥型的叶面积发展图式一前大后中和旱肥型的株型。如穗下茎较长,茎叶比和鞘叶比较大。比叶厚度大,茎叶蜡质多,穗型较大较长,有芒。芒也是一种值得注意的性状^[14]。Evans等指出,增进穗部光合作用功能是小麦育种上一个不可否认的一般目标,而芒的存在可使穗的净光合率加倍,在干旱情况下,有芒品种的产量往往高于无芒品种。

(4)越冬性:对于黄土旱塬地区来说,春性强的类型越冬抗旱性较差,冬前苗期地上部分生长偏旺,不利于地下部分的扩展;反之,冬性很强的类型,苗期生长发育迟缓,冬前地上部分生长量不足,同样不利于根系的生长。

根据以上指标去选择,获得丰产抗旱兼优的品种材料的可能性较大。当然,上述指标随着生产水平的提高,对品种生产量的要求不同而有所不同。这种具有数量关系的模式,我们将另行提出。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院地理研究所经济地理研究室,《中国农业地理总论》,科学出版社,1980年,北京。
- [2] Chen Peiyuan and Li Ying, "Constraints of winter wheat production on the loess plateau and their countermeasures". Proceeding on Interational Conference of Dryland Farming, Bushlad, Texas, U.S.A., 1988.
- [3] 金善宝主编,《中国小麦栽培学》,农业出版社,1961年,北京。
- [4] Lexitt, J., "Responses of plant to environment stresses." New York, Academic, 1980.
- [5] Kozlowski, T.T., ed, "Water deficits and plant growth." V.4, New York. Academic, 1976.
- [6] Maximov, N.A.《马克西莫夫院士选集》,上卷,科学出版社,1959,北京。
- [7] 陈培元等,“冬小麦根系的研究”,《陕西农业科学》,1980年第6期。
- [8] Iarcher, W., "Physiological plant ecology." Ind. Berlin, Springer, 1980.
- [9] Gupts U.S., ed., "Physiological aspects of dryland farming", New Delhj, Oxford and IBH, 1975.
- [10] Kramer, P.J., "Water relations of plant", N.Y. Academic, 1983.
- [11] Am. Soc. of Agro. and Crop, "Physiological aspects of crop yield", Sci Soc. of Am., Madison, Wis, U.S.A., 1969.

- [12] Lange, O. L. et al., (Eds), "Water and plant life", Berlin, Springer, 1973.
[13] 陈培元等, 介绍一种冬小麦根系的研究方法, 《陕西省植物学会1979年年会论文集(摘要)》, 1980年。
[14] 陈培元等, 小麦芒的功能及去芒对籽粒重的影响, 《作物学报》, 1980年第4期。

An Eco-Physiological Analysis of Winter Wheat in Loess Rainfed Highland

Chen Peiyuan Zhan Guyu Xie Baitai

Abstract

A systematically comparative study had been carried out in 1961-1964 with two strong drought resistance dryland varieties and one drought susceptible irrigated variety of winter wheat under different soil moisture and fertility conditions. A series of results indicated that the two dryland varieties belong to two main types: dryland-high fertility type with stronger drought avoidance, and dryland-low fertility type with stronger drought tolerance and weaker drought avoidance, both of their characteristics is formed from different system developmental condition and their adaptations to drought are different in many aspects also. In the loess plateau rainfed highland, the criteria for drought resistance breeding should be determined by the avoidance characteristics, all of tillage-cultivation practices should around to "good sowing in autumn", in other words, to promote the primary root system downward deeply and seedling growth strongerly. Double controls with soil moisture and fertilizer should be used in field experiment for determine drought resistance.