

不同倍性小麦材料对水分和密度条件的响应*

刘立生¹, 张岁岐^{1,2}, 王征宏¹

(1. 西北农林科技大学 土壤侵蚀和旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100; 2. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100)

摘要: 以栽培一粒($2n$)、栽培二粒($4n$)和长武134($6n$)为材料在大型活动防雨棚条件下研究不同倍性小麦材料在不同密度和水分条件下的产量适应性变化。结果发现, 在两种水分条件下随着染色体倍性从 $2n$ → $6n$ 的增加, 产量、千粒重、水分利用效率(WUE)和收获指数均呈增加趋势, 在水分胁迫下各材料穗粒数和穗数则呈降低趋势, 而在正常供水下穗粒数则呈增加趋势。在水分胁迫下栽培一粒、栽培二粒和长武134最高产量分别出现在中、低、高密度群体, 而同一材料不同密度群体间变异系数分别为6.73%, 1.98%, 9.07%; 不同倍性材料千粒重均随着密度增加而减小, 而穗数则逐渐增加。二倍体的穗粒数以中密度最高, 四倍体的穗粒数随着群体密度的增加而减小, 六倍体则相反; 三种材料WUE和收获指数分别以低、高、低密度最高。正常供水下随着染色体倍性从 $2n$ → $6n$ 的增加, 三个倍性材料最高产量分别出现在高、低、低密度群体, 而同一材料不同密度群体间变异系数分别为6.01%, 17.12%, 2.46%; 千粒重表现为中密度>低密度>高密度, 而穗粒数均以低密度群体最高, 二倍体和四倍体以高密度群体最低, 六倍体则以中密度群体最低, 穗数则随着密度群体增加而增加; 二倍体WUE以高密度群体最大, 中密度最小, 四倍体和六倍体随着群体密度的增加而逐渐减小, 二倍体收获指数以低密度最高, 中密度最低, 四倍体和六倍体表现为低密度>中密度>高密度。上述研究结果为干旱半干旱地区小麦节水高产栽培和育种提供了理论依据。

关键词: 不同倍性小麦; 产量; 水分; 密度; 响应

中图分类号:S512.1; S311

文献标识码:A

文章编号: 1005-3409(2009)05-0203-07

Response of Different Ploidy Wheat to Moisture and Density Conditions

LIU Lisheng¹, ZHANG Suiqi^{1,2}, WANG Zheng-hong¹

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University; Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The adaptive change of different ploidy wheat materials to density and water conditions were studied under rain-out shelter experiment condition. The results showed that in the evolution of wheat from diploid to tetraploid and hexaploid, yield, grain weight, water use efficiency and harvest index were increased gradually under drought conditions. The maximum yield of different material appear in the medium, low and high-density groups, the yield variance coefficients of different material from $2n$ to $6n$ were 6.73%, 1.98% and 9.07% respectively; grain weight increased, and ear number and grain number per ear gradually decreased with the ploidy increased; grain weight decreased and ear number increased with the density increased for the same material. The grain number per ear was the highest for Diploid in Medium density population, and it increased for tetraploid wheat with the population density increased but it was decreased for hexaploid wheat. Water use efficiency and harvest index gradually increased with the increase of ploidy. Under irrigation conditions, the yield, grain weight, grain number per ear, water use efficiency and harvest index were increased gradually with the increase of ploidy. The maximum yield of different material appear in the high, low and low-density population, and the yield variance coefficients of different material from $2n$ to $6n$ were 6.01%, 17.12%, 2.46% respectively; the highest grain weight appear in medi-

* 收稿日期: 2009-06-15

基金项目: 国家高技术研究发展(863)计划项目(2006AA100202); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-003); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目

作者简介: 刘立生(1982-), 男, 河南焦作人, 在读硕士, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: liulisheng607@163.com

通信作者: 张岁岐(1966-), 男, 陕西岐山人, 研究员, 博士生导师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

um-density population and the lowest appear in high-density population for the same material; the highest grain number per ear appear in low-density population and the ear number increased with the density increases for same material; the maximum WUE of diploid appear in high-density population, WUE of tetraploid and hexaploid wheat decreased with the increase of density; the maximum harvest index of diploid appear in low-density, and they were decreased with density increase for tetraploid and hexaploid wheat. The results of the study provides a theoretical basis on the cultivation and breeding of arid and semi-arid region water-saving and high-yield of wheat.

Key words: different ploidy wheat; yield; moisture; density; response

小麦是世界上最重要的粮食作物之一, 多种植于半干旱与半湿润地区, 水分的不足常限制了其产量潜力的发挥。因此, 如何提高水分有限条件下小麦的产量和水分利用效率一直是小麦育种和栽培学家所共同关注的课题^[1]。作物的水分利用效率反映了作物的物质生产和水分利用之间的关系, 是实现作物对有限水资源高效利用的生理基础^[2]。研究表明, 不同作物种间和同一作物不同品种间水分利用效率存在明显差异, 种间差异可达到 2~3 倍^[3], 小麦品种间差异可达到 50% 以上^[4], 这就意味着在消耗相同蒸腾水量的情况下, 不同小麦品种的生物量可相差 50% 以上, 这就为半干旱地区除补充灌溉以提高小麦产量提供了另外一条现实途径。张正斌通过对不同倍性的小麦进化材料旗叶光合作用的研究发现, 小麦在 2n→6n 进化过程中旗叶的瞬时水分利用效率随着染色体组倍性的增加而提高^[5]。张岁岐通过对不同倍性进化材料的研究表明小麦进化过程中, 整株水平的水分利用效率同样随着染色体倍性的增加而提高^[6]。由于作物生产是一个种群过程, 是作物种群内个体间以及同生物环境和物理环境间相互作用的过程, 生产上建立合理的群体是实现作物生产最大化的基础^[7]。虽然关于现代小麦品种对水分和密度的响应已有很多研究, 但就不同倍性小麦材料的研究仅在同一密度群体下进行, 不同群体下有怎样的变化规律则不清楚, 因此本实验试图通过对不同倍性小麦材料在不同水分下不同群体的研究, 探讨由于物种竞争能力差异导致的群体产量在不同水分和密度下的变化及其规律, 为旱地小麦高产栽培和育种提供理论依据。

1 试验材料方法

1.1 试验材料

试验选用 3 种不同染色体倍性的小麦材料为染色体组型为 AA 的栽培一粒 (*T. monococcum* L, 2n= 14); 染色体组型为 AABB 的栽培二粒 (*T. dicocco-*

cum Schuebl, 4n= 28);

染色体组型为 AABDD 的长武 134 (*T. aestivum* L Changwu 134, 6n= 42)。

1.2 试验设计

试验于 2007 年 10 月—2008 年 6 月中国科学院水土保持研究所大型活动防雨棚内和棚外田间进行。小区面积 2 m×3 m, 行距 20 cm, 于 2007 年 10 月 23 日播种。两个水分处理, 分别为不灌水胁迫处理(位于干旱棚内, 整个生育期不灌水, 也无降水)和正常供水处理(位于棚外田间, 1 m 深度土层含水维持在田间持水量的 70% 以上); 3 个密度, 分别为低密度(100 万株/hm²), 中密度(250 万株/hm²)和高密度(400 万株/hm²)基本苗处理; 3 因素共 18 个处理, 随机区组排列, 3 次重复, 共计 54 个小区。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 耗水量 不同处理小区耗水量由水量平衡公式计算:

$$ET = R + I - F \pm Q + \Delta W \quad (1)$$

式中: ET ——作物蒸发蒸腾量(mm); R ——降水量(mm), 降雨量用放置于田间的雨量筒测得(水分胁迫处理位于干旱棚内, 降雨量为 0; 干旱棚外大田小麦生育期内降水为 131 mm); I ——灌水量(mm); F ——地表径流(mm); Q ——下界面渗漏量(mm), 考虑到试验期间无地表径流发生, 此处取 F=0, Q=0; ΔW ——土壤贮水量的减少量(mm), 用中子土壤水分仪测定的土壤含水量根据下式求得。

$$\Delta W = \sum_{i=1}^n (W_{1i} - W_{2i}) \quad (2)$$

式中: i ——土壤层次号数; n ——土壤层次总数目。中子土壤水分仪测定的含水率为每 10 cm 一层次的容积含水率, 测定深度为 200 cm, 因此 n 值为 20。为了方便水量平衡计算, 将体积含水率换算为以 mm 为单位的土壤含水量 W。

$$W = (\theta \cdot h) / 100 \quad (3)$$

式中: θ ——土壤容积含水率(%); h ——土层厚度(mm)。

1.3.2 收获考种 收获时, 各小区取 1 m² 称其风

干重同时脱粒, 风干重即为地上部生物量, 计产考种同大田试验。

1.3.3 水分利用效率

$$WUE = Y/ET \quad (4)$$

式中: Y ——小麦籽粒产量(kg/hm^2); ET ——田间耗水量(mm)。

1.4 数据整理

采用 Excel 2003 进行数据整理; 采用 SAS V8 处理软件进行统计分析, 新复极差法检验处理间的差异显著性水平。

2 结果分析

2.1 两种水分条件下密度对不同倍性小麦材料产量构成的影响

图 1 为水不同倍性材料千粒重在不同水分和密度下的变化, 水分胁迫下不同倍性材料千粒重随密度的增加而降低, 均表现为低密度>中密度>高密度, 二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒低密度下的千粒重分别为 30.23 g 和 31.34 g, 且显著高于中密度和高密度, 六倍体长武 134 各群体之间差异不显著; 无论在干旱胁迫还是正常供水下, 随着染色体倍数从 $2n \rightarrow 6n$ 的增加, 相同密度的千粒重逐渐增加; 正常供水处理各材料均以中密度下的千粒重最高, 分别达到 32.64 g、33.2 g 和 50.41 g, 以高密度下最低; 同时正常供水下各个倍性材料在低密度下的千粒重均比水分胁迫下低, 除了正常供水时六倍体长武 134 高密度的千粒重略低于水分胁迫处理外, 其余的中密度和高密度均高于对应密度下水分胁迫处理的千粒重。

穗粒数作为产量构成的重要指标直接影响着最终产量的高低。水分胁迫时不同倍性材料对密度的反应不一(图 2), 二倍体栽培一粒以中密度下穗粒数最多为 33.9 粒, 高密度下最少为 30.1 粒; 而四倍体栽培二粒则以低密度下穗粒数最多, 为 32.9 粒, 同样以高密度最低, 为 28.3 粒; 六倍体现代品种长武 134 则以高密度的 24.5 粒最高, 以低密度下的 19.2 粒最低; 在相同密度下, 三个倍性材料穗粒数的变化亦不尽相同, 在低密度下以四倍体栽培二粒穗粒数最多外, 在中密度和高密度下都以二倍体栽培一粒最高, 六倍体现代品种长武 134 的穗粒数都显著低于二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒。

二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒的穗粒数在正常供水时随着密度的增加而逐渐减小, 六倍体长武 134 则以低密度最高而中密度下最低; 在低密度下, 以四倍体栽培二粒的穗粒数最多, 达到 37.8 粒,

六倍体长武 134 最低, 为 31.5 粒; 中密度下则随着染色体组倍性从 $2n \rightarrow 6n$ 的增加逐渐减小, 高密度下以二倍体栽培一粒穗粒数最多, 为 31.2 粒, 以四倍体栽培二粒最少为 27.9 粒。

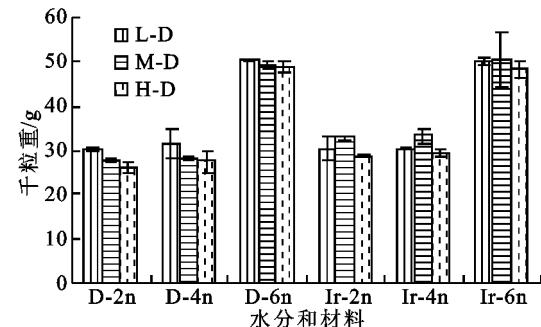


图 1 不同水分密度对不同倍性材料千粒重的影响

注: 图内 D 和 Ir 分别表示干旱和正常供水处理, $2n$ 、 $4n$ 和 $6n$ 分别表示二倍体、四倍体和六倍体; L-D、M-D、H-D 分别为低密度、中密度和高密度处理, 下同。

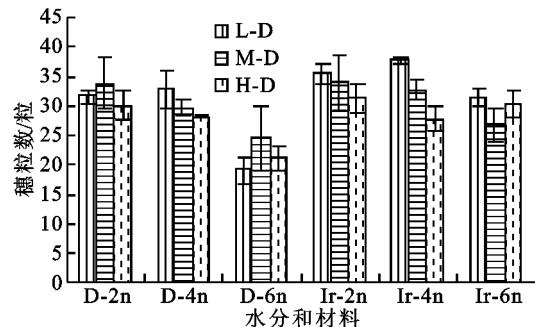


图 2 不同水分密度对不同倍性材料穗粒数的影响

水分对于各处理下穗粒数的影响十分明显, 在正常供水的各处理下穗粒数除了四倍体栽培二粒高密度下略低于水分胁迫下以外, 其余处理均显著高于水分胁迫处理, 其中对低密度的影响最大, 在低密度下正常供水的三个倍性材料分别比水分胁迫处理高了 12.87%、14.94%、64.58%。

单位面积穗数不仅受到品种特性的影响, 同时也受到初始群体大小和群体演化过程中内部环境条件的影响, 不同倍性材料由于对群体变化的适应性不同, 最终群体内单位面积穗数随密度的变化也不相同(图 3)。水分胁迫下二倍体栽培一粒和六倍体长武 134 随密度的增加, 单位面积的穗数也逐渐增加。三个倍性材料不同密度群体的穗数变异系数分别为 19.08%、9.37%、16.18%, 说明各倍性材料在水分胁迫条件下种群内个体竞争和种群自我调节的能力不同。不同倍性材料在相同密度下虽然差异不显著, 但具有相同的变化趋势, 在低密度下, 以四倍体栽培二粒穗数最多为 472 万穗/ hm^2 , 六倍体长武 134 的穗数最少为 433 万穗/ hm^2 ; 在中密度和高密度下, 二倍体栽培一粒的穗数最多, 而四倍体栽培二粒穗数最少。

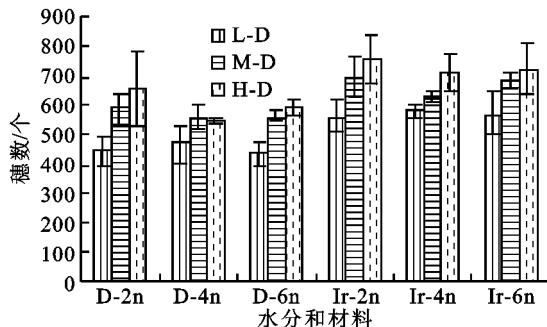


图 3 不同水分密度对不同倍性材料穗数的影响

在正常供水下各倍性材料单位面积穗数变化趋势基本相同, 均随着密度的增大而增多, 即高密度>中密度>低密度; 而在相同密度下各材料变化却不尽相同, 低密度下, 以四倍体栽培二粒的单位面积穗数最多, 而二倍体栽培一粒的穗数最少, 在中密度和高密度下相反, 二倍体栽培一粒的单位面积穗数多于四倍体栽培二粒; 三个倍性材料在正常供水时不同密度群体的穗数变异系数分别为 14.76%, 10.4%, 11.65%, 和水胁迫处理相比不同倍性材料群体穗数的变异值逐渐缩小。

2.2 两种水分条件下密度对不同倍性材料产量及水分利用效率的影响

表 1, 2 分别为水分胁迫和正常供水下 3 个不同倍性材料不同密度下水分利用效率和收获指数的变化。在水分胁迫时, 二倍体栽培一粒的地上部生物

量以中密度最高, 但高密度和中密度之间无显著差异, 四倍体栽培二粒的地上生物量则随着密度的增大而逐渐降低, 六倍体长武 134 则随着群体密度的增加逐渐增加, 但是中密度和高密度之间无显著的差异; 而三个倍性材料不同群体的最高生物量和最低生物量分别为 $15\ 000\ kg/hm^2$ 和 $13\ 000\ kg/hm^2$, 只是出现在不同的密度处理。

在正常供水时, 二倍体栽培一粒和六倍体长武 134 的地上生物量随着密度的增加而逐渐增大, 高密度地上生物量显著大于低密度; 四倍体栽培二粒则以低密度下最高, 中密度下最低, 各密度间无显著差别。正常供水下各处理的地上生物量明显高于水分胁迫下各处理。水分胁迫处理下, 不同密度的产量变化和地上生物量大小的变化基本一致, 但是不同倍性材料产量之间存在着显著差别, 以六倍体的产量最高, 二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒差异不显著。二倍体栽培一粒以中密度下产量最高, 为 $4\ 218.91\ kg/hm^2$, 低密度下产量最低, 为 $3\ 693.57\ kg/hm^2$; 四倍体栽培二粒低密度下的产量最高, 中密度下产量最低, 分别为 $4\ 035.18\ kg/hm^2$ 和 $3\ 878.75\ kg/hm^2$, 六倍体长武 134 产量随着密度的增加而增加, 高密度下产量最高达到 $5\ 200.11\ kg/hm^2$ 。三个倍性材料水分胁迫下不同密度群体的产量变异系数分别为 6.73%, 1.98%, 9.07%。

表 1 不同倍性材料各密度水分利用效率和收获指数在水分胁迫下的变化

倍性材料	密度/ (万株· hm^{-2})	地上生物量/ (kg· hm^{-2})	产量/ (kg· hm^{-2})	耗水量/ mm	水分利用效率/ (kg· $hm^{-2} \cdot mm^{-1}$)	收获指数/ %
栽培一粒	100	13262b	3693.57	225.7	16.75	28.0a
	250	15536a	4218.91	262.8	16.06	27.3a
	400	15230a	3896.23	255.3	15.23	25.7a
栽培二粒	100	15450a	4035.18	261.6	15.46	26.2a
	250	14270ab	3878.75	254.8	15.25	27.2a
	400	12986b	3963.61	224.6	17.56	30.5a
长武 134	100	12668b	4339.11b	216.1b	20.22	34.7a
	250	15138a	4895.16a	257.2a	19.14	32.4a
	400	15167a	5200.11a	260.1a	20.09	34.3a

注: 不同字母表示相同材料不同密度间的在 0.05 水平有显著差异。

正常供水下, 仍然以六倍体长武 134 最高, 二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒间无显著差别。不同密度下, 四倍体栽培二粒和六倍体长武 134 的产量随着密度的增加而减少, 均以低密度下产量最高分别为 $5\ 750.26\ kg/hm^2$ 和 $9\ 038.78\ kg/hm^2$, 以高密度产量最低, 分别为 $4\ 235.73\ kg/hm^2$ 和 $8\ 605.93\ kg/hm^2$; 而二倍体栽培一粒则以高密度下产量最高

为 $4\ 984.21\ kg/hm^2$, 中密度下最低为 $4\ 436.29\ kg/hm^2$ 。对于三个倍性材料来说, 四倍体栽培二粒在各密度下产量变化最大。三个倍性材料正常供水下不同密度群体的产量变异系数分别为 6.01%, 17.12%, 2.46%。正常供水各处理的产量均高于水分胁迫处理, 尤其在低密度下, 随着染色体倍性的增加产量分别增加了 31.37%, 42.5%, 108.31%。

水分胁迫下各处理在整个生育期耗水量的变化与地上生物量变化趋势相同, 高生物量时的耗水量同样较高, 二倍体栽培一粒和六倍体长武 134 在低

密度下以及四倍体栽培二粒在高密度下的耗水量显著低于其他密度, 但是其他耗水较多的处理间无显著差异。

表 2 不同倍性材料各密度水分利用效率和收获指数在正常供水下的变化

倍性材料	密度/ (万株·hm ⁻²)	地上生物量/ (kg·hm ⁻²)	产量/ (kg·hm ⁻²)	耗水量/ mm	水分利用效率/ (kg·hm ⁻² ·mm ⁻¹)	收获指数/ %
栽培一粒	100	19341	4852.22	379.8	12.79	25.1a
	250	20239	4436.29	385.4	11.44	21.8b
	400	21267	4984.21	379.6	13.14	23.6ab
栽培二粒	100	20182	5750.26a	380.0	15.10a	28.4a
	250	19656	4434.72b	384.8	11.48b	22.5b
	400	20034	4235.73b	378.8	11.14b	21.2b
长武 134	100	18810	9038.78	360.4	25.08a	48.2a
	250	21358	8858.44	377.7	23.43ab	41.6b
	400	22122	8605.93	388.0	22.17b	39.3b

在正常供水条件下, 六倍体长武 134 的耗水量略低于两个原始材料, 而两个原始材料之间的耗水量无显著差别; 不同密度下, 二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒均以中密度耗水量最高, 但各密度之间耗水量无显著差别, 六倍体长武 134 的耗水量随着密度的增加而逐渐增大。不同的群体在整个生育期内的耗水量逐渐趋于稳定, 说明对于冬小麦群体来说, 可能存在一个群体耗水的最大值, 对于大田灌溉具有非常重要的指导意义。

WUE 是植物节水抗旱高产的一个重要指标, 是植物利用水分合成生物产量能力的体现。由表 3 可以看出水分胁迫下, 二倍体栽培一粒随着密度的增加 WUE 逐渐降低, 四倍体栽培二粒在高密度下最高达到 17.56, 六倍体长武 134 以低密度下最高, 中密度下最低。由于在水分胁迫环境下各群体产量的差别较小, 因此在不灌水环境下, 高 WUE 就主要体现在低耗水能力上。

对于 3 个不同倍性材料来说, 在正常供水处理下各密度的产量虽然高于水分胁迫处理, 但是对于 WUE 来说, 由于正常供水下群体耗水量增加, 高的产量并没有带来高的 WUE, 本实验内由于正常供水处理群体耗水基本一致, 此时的产量 WUE 主要受到三个倍性材料产量的影响。因此, 正常供水下 WUE 的变化和产量的变化基本一致, 二倍体栽培一粒以高密度 WUE 最高, 为 13.14 kg/(hm²·mm), 四倍体栽培二粒和六倍体长武 134 以低密度 WUE 最高, 分别为 15.1 kg/(hm²·mm) 和 25.08 kg/(hm²·mm)。无论在水分胁迫还是正常供水下, 均以六倍体长武 134 的 WUE 最高, 而二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒之间差异不显著; 二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒水

分胁迫处理下 WUE 高于正常供水处理, 而六倍体长武 134 在正常供水时高于水分胁迫处理, 主要原因是现代品种在正常供水下的产量大幅度提高, 而二倍体栽培一粒和二倍体栽培二粒在耗水量增加的前提下产量却增加很少。

收获指数反映了植物后期光合产物的积累和分配状况, 在受到品种本身特性影响的同时还要受到环境条件的影响。水分胁迫下二倍体栽培一粒的收获指数随着密度的增加逐渐减小, 而四倍体栽培二粒的收获指数则随着密度的增加逐渐变大, 六倍体现代品种则以低密度下最高, 中密度的收获指数最低。对于三个倍性材料来说, 水分胁迫下随着染色体倍数的增加, 收获指数逐渐提高, 以六倍体长武 134 最高。

正常供水下四倍体栽培二粒和六倍体长武 134 收获指数的变化基本相同, 都随着密度的增加而减小, 而二倍体栽培一粒的收获指数则以低密度的最高, 而中密度的最低; 对于不同的倍性材料来说, 六倍体现代品种的收获指数显著高于另外两倍性材料。

3 讨论

陈晓远等^[8]认为水分胁迫下产量下降主要是粒数的减少造成的, 于振文等^[9]和李春喜^[10]认为籽粒数的下降是高密度栽培减产的主要原因。本试验也得出了同样的研究结果, 在水分和材料组合里, 产量最高时的穗粒数最多。张永丽^[11]就人工种群群体大小的研究表明, 群体在中等密度下产量最高, 而低密度产量差别不显著, 低密度下的产量优势来自 3 个产量构成因素的共同提高, 中、高密度下主要来自穗粒数的增加。张全国^[12]研究认为中密度(375

万株/ hm^2) 条件下, 产量构成三因素均衡, 产量最高; 低密度条件下, 穗粒数和千粒重的增加不能弥补穗数过少对产量的影响; 高密度条件下穗数最多, 但因穗粒数和千粒重均受到限制, 也不能实现小麦高产。本实验结果显示, 六倍体长武 134 在水分亏缺条件下, 以高密度群体的产量最高, 主要是其较高的群体穗数和穗粒数; 而在正常供水处理下, 在低密度下的个体产量明显高于高密度, 即使低密度的群体穗数并非最大, 但其千粒重和穗粒数都显著高于高密度; 对于较为原始的二倍体和四倍体而言, 在水分亏缺环境下, 随着密度的增加, 资源的竞争更加激烈, 导致了在高密度下的产量并不能达到最高。

黄明丽通过盆栽试验研究发现, 随染色体倍性的增加^[13], 小麦地上生物量先增加后又降低, 而产量却显著增加。在本实验条件下, 不同倍性材料的产量变化较为复杂, 总体来说在水分胁迫下二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒的产量无显著差异, 都小于六倍体长武 134 的产量, 而不同群体间以六倍体的群体间变异最大达 9.07%, 四倍体栽培二粒群体间变异最小为 1.98%; 在正常供水处理中, 产量同样以六倍体最高, 二倍体和四倍体无显著差异, 然而群体间变异系数四倍体栽培二粒>二倍体栽培一粒>六倍体长武 134。赵松岭^[7]等认为, 作为经过人工选择的结果, 作物种群已经不再是自然种群那种以个体生存竞争为核心的群体发展模式, 而是向着追求更高繁殖分配的方向发展, 实现较高的产量。本实验研究发现, 比较原始的四倍体栽培二粒在水分亏缺环境下不同群体间群体生产力差异不显著, 而在正常供水下不同群体存在显著的差异, 说明水分亏缺环境里, 由于物种本身和环境的影响, 群体对于个体竞争的补偿, 导致了群体间无显著差异; 而水分充足处理下随着密度的增加过大的群体导致个体间竞争转变为对于光能的竞争, 大量的光合产物用于营养体的建造, 使得群体的生产力随密度增加反而降低。而六倍体各密度群体间在水分亏缺环境存在着显著差异, 且随着密度增加产量逐渐增加, 说明了现代品种六倍体长武 134 由于个体间竞争较小, 在水分胁迫下高群体并没有导致水资源的过度竞争影响群体产量, 相反群体数量弥补了由于水分亏缺造成的个体生产力下降; 在正常供水下各密度群体的群体产量差异不显著, 正常供水同样也导致六倍体长武 134 的高密度群体出现光竞争的现象, 但是由于其株高较低、个体竞争力较小, 表现为群体生产力间虽受影响但变异程度较低; 同时水分亏缺和正常供水各处理间比较也可以看出, 现代品种六倍体

长武 134 在三个品种内变异最大, 也证明了其竞争能力低和对环境的依赖。张荣等和刘琳等研究也认为竞争能力强的品种水分转化效率低, 不具有产量上的优势^[14-16]。

Evans^[17]指出, 与小麦的野生近缘种相比较, 在小麦进化改良过程中, 它们的光合能力或生长速率未提高, 而只是获得了一些优良性状, 比如穗粒数多、籽粒较大以及向这些籽粒供应干物质的维管束较多等, 事实上小麦总的干物质积累并没有增加, 只是增加了向籽粒分配干物质的比例。Austin, Hay 和 Fischer 指出, 未来提高作物籽粒产量可通过保持一定收获指数提高生物量或者能实现更高的收获指数来实现^[18-20]。我们的实验也发现, 随着染色体倍性增加, 水分胁迫下地上部生物量并没有显著增加, 正常供水下生物量也只是略高于二倍体和四倍体, 但是无论在水分亏缺还是正常供水下六倍体现代品种的收获指数都显著大于其他两个材料, 低密度群体下的收获指数高于高密度群体, 尤其在正常供水处理下, 充足的水分促进了个体植株的生长, 增加了群体郁闭, 差异更加明显。对于二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒来说, 较高的株高是对光照高竞争力强的表现, 个体生产较多的光合产物, 但是转化为籽粒生产的比例却较少, 而现代品种提高了光合产物向籽粒间转化的比率, 实现了高水分利用的同时实现了高的收获指数。

张正斌^[5]等人的研究结果表明, 在小麦染色体倍性 $2n \rightarrow 6n$ 的进化过程中, 旗叶 WUE 在从抽穗到开花期有递增趋势, 而光合作用和蒸腾速率则呈递减趋势, 由于光合作用的减小幅度小于蒸腾作用的减小幅度, 因而旗叶 WUE 呈递增趋势。张岁岐^[6]研究结果进一步证实, 在染色体倍性 $2n \rightarrow 6n$ 的进化过程中, 冬小麦整株水平上的 WUE 也呈递增趋势。黄明丽^[13]等通过盆栽试验研究认为, 随小麦染色体倍性的增加, WUEg 显著增加, 同时认为水分利用效率的显著增加与生物量和产量的大幅提高和蒸腾耗水量的显著下降有关。在本实验条件下, WUE 的变化基本和前人研究结果相同, 但是二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒之间无论在水分胁迫或是在正常供水下差异均不显著; 同时二倍体栽培一粒和四倍体栽培二粒在水分胁迫各处理下 WUE 明显高于正常供水处理, 主要原因是在产量没有大幅提高的情况下耗水量却显著增加, 导致了正常供水处理 WUE 的降低; 而六倍体在正常供水时 WUE 较高的原因在于高耗水同时产生了高的产量; Sidique^[21]等认为现代小麦品种的产量水分利用效率

(WUE_g)较古老品种高的原因与其快速生长、开花早、冠层结构改善和高的收获指数有关。这种解释在本试验中也得到了验证, 在小麦染色体倍性增加的进化过程中, 小麦整个生育期变短, 各生育期均提前, 灌浆期延长, 蒸腾耗水量相对减少, 而生物量和产量却增加, 使得 WUE 均显著提高。

本研究结果表明, 随着染色体倍数的增加以及人工长期选育的结果, 个体竞争的减小、收获指数的提高和合理群体结构的构建, 使得六倍体小麦有着较大的生产潜力, 但同时在不同的水分条件下现代品种的群体间差异最大, 也就是说现代品种更容易受环境水分的影响, 由于其个体水分竞争能力的下降, 在半干旱地区更适合通过群体的改变来实现群体的高产。上述研究为干旱半干旱地区小麦节水高产栽培和育种提供了理论依据。

参考文献:

- [1] Boogaard R, Veneklaas E, Lambers H. The association of biomass allocation with growth and water use efficiency of two *Triticum aestivum* cultivars [J]. Aust. J. Plant Physiol., 1996, 23: 751-761.
- [2] 山仑, 陈培元. 旱地农业生理生态基础 [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 11-17.
- [3] Taylor H M, Jordan W R, Sinclair T R. limitation to efficient water use in crop production [M]. Wisconsin USA: American Society of Agronomy Inc., 1983: 1-25.
- [4] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes [J]. Aust. J. Plant Physiol., 1984, 11: 539-552.
- [5] 张正斌, 山仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究 [J]. 科学通报, 1998, 43(14): 1205-1210.
- [6] 张岁岐, 山仑, 邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化及其与根系生长的关系 [J]. 科学通报, 2002, 47(17): 1327-1331.
- [7] 赵松岭, 李凤民, 张大勇, 等. 作物生产是一个种群过程 [J]. 生态学报, 1997, 17(1): 100-104.
- [8] 陈晓远, 高志红, 刘晓英, 等. 水分胁迫对冬小麦根、冠生长关系及产量的影响 [J]. 作物学报, 2004, 30(7): 723-728.
- [9] 于振文, 岳寿松, 沈成国, 等. 不同密度对冬小麦开花后叶片衰老和粒重的影响 [J]. 作物学报, 1995, 21(4): 412-418.
- [10] 李春喜, 石惠恩, 姜丽娜. 小麦不同种植密度粒重分布特性的研究 [J]. 西北植物学报, 1999, 19(1): 132-137.
- [11] 张永丽, 肖凯, 李雁鸣. 种植密度对杂种小麦 C6238/Py8521 旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制 [J]. 作物学报, 2005, 31(4): 498-505.
- [12] 张全国, 马瑞昆, 贾秀领, 等. 种植密度对杂种小麦 C₆-38/Py85-1 旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制 [J]. 河北农业科学, 2006, 10(2): 11-15.
- [13] 黄明丽, 邓西平, 周生路, 等. 二倍体、四倍体和六倍体小麦产量及水分利用效率 [J]. 生态学报, 2007, 27(3): 1113-1121.
- [14] 张荣, 张大勇, 原保忠, 等. 半干旱区春小麦品种竞争能力与产量关系的研究 [J]. 植物生态学报, 1999, 23(3): 205-210.
- [15] 张荣, 孙国钧, 李凤民, 等. 两春小麦品种竞争能力、水分利用效率及产量关系的研究 [J]. 西北植物学报, 2002, 22(2): 235-242.
- [16] 刘琳, 徐炳成, 李凤民, 等. 土壤水分对两个冬小麦品种产量和竞争能力的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3442-3449.
- [17] Evans L T, Peacock W J. Wheat science, today and tomorrow [M]. US: Cambridge University Press, 1981: 191-223.
- [18] Austin R B, Bingham J, Blackwell R D, et al. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes [J]. J. Agric. Sci. Cambridge, 1980, 94: 675-689.
- [19] Hay R K M. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology [J]. Ann. Appl. Biol., 1995, 126: 197-216.
- [20] Fischer R A. Wheat physiology at CIMMYT and raising the yield plateau [M] // Reynolds M P, Rajaram S, McNab A. Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers. CIMMYT, Mexico DF, 1996: 195-203.
- [21] Siddique K H M, Tennant D, Perry M W, et al. Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment [J]. Aust. J. Agric. Res., 1990, 41: 431-437.