

· 学科进展与展望 ·

## 小麦的冷温状态和逆向衰老

张嵩午

(西北农林科技大学理学院低温植物研究室, 杨凌 712100)

**[摘要]** 本文介绍了小麦温度型理论的要点,阐述了小麦冷温状态和逆向衰老的研究状况,指出动力指标在育种和耕作、栽培上的意义。综述了关于小麦冠层温度及其生物学性状以及周围环境关系的研究进展。

**[关键词]** 小麦,冷温状态,逆向衰老,动力指标

在国家自然科学基金长期、连续资助下,关于小麦冠层温度及其生物学性状以及周围环境间关系的研究取得较大进展,并初步形成小麦温度型理论,该理论的要点是:(1)在任一小麦生态地区,所有小麦均可依其冠层温度的特点划分为3种类型,即冷型小麦(Cold type wheat)、暖型小麦(Warm type wheat)和中间型小麦(Intermediate temperature type wheat)<sup>[1-3]</sup>,概莫能外。冷型小麦在整个灌浆结实期间(开花至成熟,下同)冠温年年持续偏低;暖型小麦的冠温则年年持续偏高;中间型小麦的冠温不够稳定,随着年份的推移,常在冷型态、暖型态、冷尾态(灌浆结实后期偏冷)、暖尾态(灌浆结实后期偏暖)以及其他温度状态之间变动。(2)小麦温度型和小麦生物学性状产生了紧密关联,不但在根、茎、叶、籽粒细胞的显微和超微结构上有明显表现<sup>[4,5]</sup>,且在生理活性上也有清楚反映<sup>[6-8]</sup>。冷型小麦的细胞结构较发达,直至结实后期仍较完整;暖型小麦的细胞结构欠发达,尤其结实后期衰亡解体较早、较快;中间型小麦依其冠温在总体上的倾向性和冷型或暖型小麦较接近。冷型小麦的叶片功能期、叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、净光合速率、蒸腾速率、气孔传导、防御活性氧伤害的关键性保护酶的活性、根系活性等一系列生理性状较优,且在资源配置上有一较为科学的机制,它比起暖型小麦和中间型小麦来能相对较多地把资源配置给根系,从而维持了较高的根/冠,在结实期,这一比值相对更突出,尤其值得一提的是,它以流畅为主要标记的源、流、库

较为协调,因而此类小麦该衰则衰,但不早衰,亦不贪青,籽粒饱满度亦较高;暖型小麦较差;中间型小麦则有居中倾向。(3)在不同生态条件(正常气象条件、干旱、连阴雨)下,冷型小麦的冠温始终持续偏低,一些重要生物学性状亦能继续保持优势<sup>[9-12]</sup>;暖型小麦的冠温始终持续偏高,一些重要生物学性状则相对较差;中间型小麦有明显的摆动倾向<sup>[13]</sup>,即在生态条件优良时,它的冠温和其他诸多性状向冷型小麦靠拢,在生态条件恶劣时,它则向暖型小麦趋近。因而,冷型小麦在外界不断变化的环境下,其包括粒重、籽粒品质<sup>[14]</sup>在内的一系列重要性状都较稳定,具有对多元“土壤-小麦-大气”系统尤其是关系最直接的小尺度“土壤-小麦-大气”系统的广幅生态适应性。(4)在研究冷型小麦和中间型小麦中的冷尾态小麦(其基本特征是:多年种植中,冷尾态出现频率最高)时,发现少数小麦有叶片逆向衰老现象(Inverse leaf aging sequence)<sup>[15,16]</sup>,这种现象不但反映在结实后期出现了顶层叶黄、邻层叶绿(一般小麦为顶层叶绿、邻层叶黄)这种十分特殊的叶色呈倒置分布的结构上,且反映在这些小麦的粒重比一般小麦有明显提高以及对环境的更趋适应上,这可能和“接力式”灌浆机制密切相关,明显不同于人们常见的旗叶作为向籽粒输送养分的主源其作用贯穿于结实全过程的传统灌浆模式。这种现象的出现可能是进化使然。(5)小麦冠温所以有多种状态,完全是内因和外因共同作用的结果。内因主要指小麦本身的形态和生理特性,外因主要指小尺度“土壤-小

· 国家自然科学基金资助项目(39570411,39870477,30070150,30270766,30470333)。

本文于2011年1月15日收到。

麦-大气”系统内第二热源(地面)对冠层的作用。冷型小麦由于活性好、生长繁茂,导致小麦活动层净辐射的能量分配出现了显著变化,即消耗于茎叶蒸腾的能量明显较多,而加热茎叶的能量明显较少,这直接影响其冠温偏低。因而,较低的冠层温度成了植株活性好的外部信号,这在育种和耕作、栽培上均有重要指示意义。(6) 无论偏低的冠温,还是叶片的逆向衰老,均可遗传,因而,利用小麦冷温供体—小麦冷源<sup>[17]</sup>——一种新发现的遗传源和具有逆向衰老基因的小麦材料,通过多种育种手段,即可逐步培育出优良的冷型小麦或具有叶片逆向衰老特征的小麦,两者若实现结合,则意味着和灌浆结实有密切关系的动力指标的联姻,它可使优良品种的产量结构和对环境的适应上升到一个新的层次。下面对有关问题作进一步的阐明。

## 1 小麦的冷温状态及其意义

小麦的冷与暖是有判别标准的,在我们的研究中,是以当地生产上产量较高、尤其稳产性突出且被长期使用(已延续30余年)的品种为准的,这意味着,在如此长的生产实践中,尽管会遇到各种天气尤其灾害性天气的侵袭以及多种病虫的生物攻击,它都能较好适应,这样的品种作为活力好、适应性强、和大自然能和谐相处的标尺是当之无愧的。因而,所谓的冷与暖均是和标准品种冠层温度相比较的结果。至于“冷温状态”则主要指整个结实期间冠温与标准品种相当或比之偏低的一种温度状态,冷型小麦即具有这种温度特征;另外,考虑到具有冷尾态特征者其结实后期早衰很轻甚至无早衰表现,因而也把冷尾态视为“冷温状态”的又一形式,但不居主导地位。处于冷温状态的小麦为其生长发育尤其灌浆结实创造了优良条件,明显促进了籽粒饱满和高产稳产的实现。

### 1.1 小麦对“土壤-小麦-大气”系统的多元适应

从系统切入进行分析,往往利于更加全面、深刻地认识问题。小麦生活在不同尺度的“土壤-小麦-大气”系统中,长期以来,人们在研究小麦和环境的关系时,主要面对的是中尺度系统,该系统基本特征是:(1) 它的水平尺度和铅直范围比微气候为大,但和由地理纬度、大型环流过程、大规模地形等大范围因素所决定的大气候比较,其空间又远不如后者广阔;(2) 气候要素的观测由遍布全国各地的气象台站进行,人们使用最多的地面气象观测资料就来

自这些台站,它能够反映测点周围一定范围内(约几十公里到100多公里)气候要素的平均状况;(3) 其气候特征是在大尺度气候背景下由地方的辐射、环流和该地区总的下垫面状况共同决定的,按气候类别称之为地方气候或局地气候(Local climate);(4) 在该系统内种植的小麦比如品种比较试验区的所有品种,它们所面对的地方气候均具同质性,任一品种的种植和生育状况对地方气候的影响都微不足道,反过来,地方气候对小麦的影响亦不采取直接干预的形式,而是通过子系统间接进行。

但是,虽然小麦置身于上述系统之中,而和它贴身相关的则是嵌套在上述系统内的子系统——一种尺度小得多的“土壤-小麦-大气”系统,即农田小气候系统(Field microclimate system),其基本特征是:(1) 它的空间尺度是微气候水平,比如对于品种比较试验区内的任一品种而言,系统的水平尺度如同小区面积,铅直范围则从根层起到株顶上方不远处止,十分狭窄;(2) 系统内的气候要素如辐射、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,大、中系统则通过这个子系统发挥作用,从而使小气候要素和小麦的生长发育深深打上了大、中系统的烙印;(3) 农田小气候有强烈的异质性——尽管处在同一地段,品种不同,小气候就不同,因而,如下现象就会屡见不鲜:比如在天气优良、风调雨顺的年份,同一地段的有些品种其小气候亦较优良,光、温、湿适中,而有些品种则反差很大,小气候要素明显较差,尤其结实期更是如此,这加重了植株的早衰,促进了秕粒的形成;(4) 就农田小气候形成的原因看,是以地方气候为背景,如果农业技术措施相同,则小气候的差异主要由品种间生物学性状的不同造成,即主要由小麦自身决定,小麦的状态对小气候形成起着主导作用。小麦构建了生境(habitat),生境又反过来作用于小麦,关系是否和谐则取决于这种生境对小麦生长发育是产生了反馈抑制还是反馈促进效应。

由以上可知,这种多元系统相互联系而又各具特色,平时常说的小麦对气候的适应,实际上主要指对大尺度尤其是对中尺度系统的适应,但由于对农田小气候这种小尺度系统的适应具有不可替代性,且过去这方面研究又很少,甚至有重要意义的小气候生态型亦未涉及,因而这是不够完全的或者是有重要缺失的。怎样逐步做到多元适应?小麦自身生物学性状的改良是关键。据我们多年研究,在前述

3种小麦温度型中,冷型小麦对多元系统的适应较好,尤其结实阶段,正值春末夏初,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,而冷型小麦由于活力好、生长旺盛却能创造出一种光照适宜、冠层温凉、湿度较大的小气候环境<sup>[18]</sup>,从而占据了较为优越的小气候生态位,明显缓冲了不利地方气候的影响,并引发了小气候的反馈促进效应,造就了小麦籽粒的充盈,这是中间型小麦所不及的,尤其暖型小麦,由于本身性状差,构建的小气候环境恶劣,结果引发反馈抑制效应,使小麦频遭生态报复,严重影响了结实。因而,促使品种逐渐演变为冷型对于实现多元适应是十分重要的。

### 1.2 热则不通,通则不热

所谓“热”、“不热”是指同一时间、地点小麦冠温的相互比较,因而受着可比性的约束,具相对意义。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)这些长距离的运输方式。短距离运输则靠扩散、渗透。所谓“通”、“不通”主要指水流和养分流的流速,当速度相对较快、集流较为顺畅时谓之“通”;当速度相对缓慢甚至停滞时则谓之“不通”。流速之大小可用体积流速、质量运输速率、灌浆速率、穗颈节伤流量、根系伤流量等直接描述,也可用蒸腾速率、净光合速率、等同时期内的物质运转率、等同时期籽粒淀粉以及N素和P素的积累量等和流速关系密切的生理指标间接表示。另外,维管束的发达程度以及颖果腹沟区有色细胞层的结构等亦和流速关系甚密。多年观测表明,冠温偏低的冷型小麦和冠温偏高的暖型小麦相比,在生育的各个时期尤其结实期,其蒸腾旺盛、净光合速率较高、穗颈节和根系伤流量均较大、籽粒内淀粉以及N和P素的积累量均较高、灌浆速率亦较快,和暖型小麦形成较大反差。冷型小麦的维管束较发达,籽粒腹沟区有色细胞衰老晚、脂类物质和丹宁沉积少,结实后期结构较完整,亦利于维持较快流速,比暖型小麦为优。这些表明,由冷型小麦旺盛蒸腾所形成的强势蒸腾拉力使水分较顺畅地被运输到小麦的各个部分并导致冠温的明显降低,这对维持小麦的正常生命活动有重要意义;而冷型小麦借助于养分流的较快流速亦能较顺畅地把同化物从光合器官运送到植物体的其他部分,且明显支撑了功能叶尤其旗叶持续维持较高的净光合速率,这对更好满足小麦生长和发育的需要至关重要,特别在结实时期,从叶源到籽粒库的流畅对结实饱满更具关

键意义。同时也表明,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,因而,植株的冷和流的畅,植株的热和流的滞似有不解之缘,这是值得进一步研究的。

在小麦温度型中,除了冷型小麦外,中间型中的冷尾态小麦由于其结实后期冠温低、不早衰,因而籽粒亦较饱满,但结实前、中期的冠温偏高却甚不利,比如开花到乳熟前的籽粒形成阶段,冠温偏高意味着水流、养分流相对较弱,对正在进行的胚乳细胞增殖——构成籽粒大小的结构基础有负面影响,所以,虽然最终可能结实饱满,但由于未充分发挥粒大的表观潜力,仍会使粒重受制。故而,我们赞成小麦能“一冷到底”,即从开花起直到成熟都能处于冷温状态,这对粒大粒饱均较有利。

对于同一基因型的不同植株和同一植株相同部位的器官来说,比如相同叶位且受光相同的叶片,只要具有可比性,也会表现出叶温低、和流速有关的诸多生理指标偏优,叶温高则较差的趋势;甚至同一片叶上,比如显露出衰老迹象的部位和仍显朝气的部位比较,前者的温度偏高且欠通畅,而后者则温度偏低、集流较活跃。

在对同一基因型小麦所采取的耕作、栽培措施中,如秸秆覆盖、薄膜覆盖、垅作、灌水、施肥以及不同的播期、播量、种植密度等,越来越多的研究报告显示,只要措施科学合理,都会表现出冠温降低、与流速有关的生理指标改善的趋势,进而促进产量的提高。其他许多作物亦有类似表现。因而,“热则不通,通则不热”不但对于育种,且对耕作、栽培都可能成为一种便捷而有普遍意义的指示器,这是值得进一步探讨的。

### 1.3 对氮素、磷素和水分的利用

对冷型和暖型小麦的对比研究表明,在不施肥、单施氮肥、单施磷肥和氮磷配施的条件下,各施肥处理均出现了冷型小麦在开花期、灌浆结实期和成熟期其植株总氮积累量、籽粒中氮积累量较暖型小麦明显为高的状况,对磷素的吸收积累亦有类似表现<sup>[19,20]</sup>。这表明,冷型小麦对氮、磷肥的施用相较暖型小麦有较高的响应度,属于效率较高的吸氮、吸磷基因型,这对土壤潜在氮磷资源的利用,高效施肥、降低成本、防止环境污染是颇有意义的。

关于对水分的利用,出现了颇为有趣的情况。在对冷型、暖型小麦进行了干旱处理以致结实期土壤水分已接近凋萎湿度的状况下,冷型小麦的冠温较暖型小麦明显偏低、蒸腾旺盛,其他诸多生理指标

亦相对较优,但比较冷型和暖型小麦 100 cm 深度内的土壤水分,两者并无统计意义上差异,那么,冷型小麦较强蒸腾的水分从何而来?原来冷型小麦活力较强、茎叶繁茂,招致第二热源受光较弱、温度较低,这抑制了相当多的土壤水分经蒸发途径进入大气,而被冷型小麦较发达的根系吸收并融入植株的水链系统之中,从而为旺盛蒸腾提供了水资源的支撑,这是一种有效的水分利用方式。因而,在研究节水时,尤其在干旱少雨地区,采取种种措施,改变土壤水分的逸出方式,令土壤水分改变路径,到它该去的地方——不要过多地从土表直接逸入大气,而是经过植株通道,从植株表面逸入大气,变蒸发态为蒸腾态,从而使植株降温,使水流、养分流较为通畅,这对抗旱增产是十分有利的。已有一些研究报告表明,在干旱条件下,小麦的冠温与水分利用效率、抗旱指数呈极显著负相关,这说明,在植株降温、集流活跃的状态下易实现水分利用效率和抗旱指数的提高,否则困难较大,这值得深入研究。

由于冷型小麦冠温低、活力好、适应性强,中间型小麦居中,暖型小麦最差,结果在籽粒饱满度上产生了明显分野。如将饱满度分为 5 级,即 I 级,饱满;II 级,较饱;III 级,中等;IV 级,较秕;V 级,秕,那么从近 10 年的统计得出:冷型小麦 I—II 级的出现频率为 95.5%,III 级为 4.5%,IV—V 级不出现;中间型小麦 I—II 级的出现频率为 78.4%,III 级为 11.3%,IV—V 级为 10.3%;暖型小麦 I—II 级的出现频率为 41.8%,III 级为 20.0%,IV—V 级 38.2%,也就是说,冷型小麦几乎年年都可达到饱满或较饱态,而较秕或秕粒态不曾显现,这就为产量稳定打下了坚实的粒重基础,有利于小麦生产在产量较高的基础上稳步发展。

## 2 小麦的逆向衰老及其意义

所谓“逆向衰老”是指小麦叶片衰老顺序出现异常的一种生物学现象,于本世纪初发现并研究至今。在冷型和冷尾小麦中,有少数小麦在结实的某个阶段出现最晚衰老的叶片不是旗叶而是倒 2 叶这种逆向衰老状况,和一般小麦的依叶龄增加自下而上顺序衰老大不相同。从叶色上看,在结实后期,此种小麦是顶层叶黄、邻层叶绿(上黄下绿),而一般小麦是顶层叶绿、邻层叶黄(上绿下黄),前者呈倒置性叶色结构。目前发现的这些逆向衰老小麦并不是每个茎上的叶片都呈逆向衰老状态,因材料而异,倒置茎(叶色呈倒置分布的茎称之,反之称为正置茎)所占

比例少者为 1—2 成,多者达 9 成以上。更令人感兴趣的是,同一小麦品种,倒置茎上的籽粒比正置茎上的为重,结果在此状况的带动下,逆向衰老小麦的籽粒出现了比一般小麦明显增重的倾向,这种现象无论从理论还是实践上看都值得深入探讨。

### 2.1 “接力式”灌浆

人们熟知的传统灌浆模式的特点是:(1) 一叶直通,即从开花起,到籽粒成熟止,旗叶是惟一贯穿结实全过程向籽粒输送养分的叶片,居于首要地位;(2) 协同充实,即倒 2 叶、倒 3 叶对籽粒的充实是在汇入从源到库的养分流中进行的,且渐行渐远,早在旗叶衰亡前即宣告中止,不能占据一段独立的灌浆时间域;(3) 早衰有害,即为了防止早衰,延长功能叶片尤其旗叶的功能期对籽粒充实具有突出意义,因而,旗叶的活力状况向来引起育种和栽培学家的重视。

但是,对于逆向衰老小麦的倒置茎来说,灌浆过程是另一条路子,其特点是:(1) 两个中心,即在开花至面团期前,以旗叶为中心,倒置茎籽粒的灌浆速率较正置茎明显为快,籽粒增大也较为迅速;面团期至成熟,随着旗叶的较快衰亡,倒 2 叶的作用突现出来并形成新的中心,这时,虽然灌浆速率较前段减慢,但倒置茎籽粒的灌浆速率仍较正置茎为快,从而形成一种特殊的“接力式”灌浆模式,这种前后两段灌浆均相对较快的特点成为倒置茎粒重较高的直接原因;(2) 旗叶早衰,即在接近或进入面团期后,旗叶较快趋黄、衰亡,而这时的倒 2 叶及部分倒 3 叶仍为绿叶,出现了旗叶明显早衰的现象。

由以上看出,某种状况下,旗叶的早衰不见得总有负面效应,比如,倒置茎上旗叶的早衰很可能和旗叶光合产物向籽粒库的迅速转移有关,由于养分大量外运,造成叶体营养缺乏,从而导致旗叶较快衰亡,且由于开花至面团期前是粒重形成的主要阶段,这种早衰反倒对倒置茎粒重较高起了重要促进作用。

另外,还可看出,欲改善籽粒的灌浆结实状况,提高功能叶尤其旗叶的净光合速率固然是条思路,但在旗叶不提高其净光合速率的状况下,通过改变旗叶的养分配置从而提高粒重、增加产量也是一条值得探索的途径,逆向衰老小麦的例子是个有力的佐证。

要进一步研究这种现象,需探讨控制叶片逆向衰老性状的基因及其定位;这种基因如何通过一系列生化步骤和发育过程影响某些激素类物质(暂称

为“旗叶动力素”)的合成,从而导致旗叶营养物的加速外运;这些激素类物质的合成部位,影响合成量的因素以及运输至旗叶的途径;旗叶和倒2叶以至倒3叶在同化物的制造及外运上的相互关系及机理等。总之,需要建立起和传统灌浆模式完全不同的新的理论体系并由此促进这两种互有联系而又有明显区别之理论二元化研究态势的形成,这是需要做大量工作的。

## 2.2 生态因素的影响

小麦逆向衰老和生态因素密切相关。多年观测表明,在结实期天气优良时,逆向衰老现象会大量出现,倒置率(倒置茎在全部茎秆中的比率)会明显上升;相反,天气不良时,倒置率则显著下降。土壤肥力的高低对倒置率亦有影响,肥沃的土壤会促进倒置率的上升。通风透光的边行亦有助于倒置率的提高。由此推测,天气、土壤等生态因素会影响逆向衰老基因的表达和旗叶动力素的合成。同时,这也提供了一种契机:不但通过培育出逆向衰老小麦可使产量提高,也可通过栽培,创造出适宜的水肥等环境条件,使逆向衰老小麦保持一定的倒置率水平,从而使产量上升,这个思路是值得探索的。

小麦逆向衰老现象的出现可能是进化的结果,因为尽管倒置率可有年际变化,但叶片逆向衰老这一性状可以代代相传并表现出对周围不断变化环境更好的适应状态。比如,在天气优良、生存资源丰富时,它会采取以多取胜的生殖对策——倒置率明显增加,倒置茎籽粒明显增多,以利于这类小麦基因的延续;在天气不良、生存资源缺乏时,它会采取以大取胜的生殖对策——这时倒置率明显下降,倒置茎籽粒明显减少,但倒置茎籽粒却比正置茎相对更大、更重,并导致逆向衰老小麦比一般小麦的粒重有了更大幅度增加,同样,这亦利于后代的繁衍和世代交替。又如,面团期之前和之后分别由旗叶和倒2叶作为灌浆结实的中心叶片,这就使植株对不良天气等环境胁迫的抗御具有了持续性——旗叶之后还有倒2叶甚至倒3叶跟进,不象一般小麦那样,由于叶片是自下而上衰老,旗叶受害,整茎即损,缺乏应变弹性。

逆向衰老小麦由于采用了“接力式”灌浆这种利于粒重趋大的模式,经多年统计,年代不同,材料不同,比一般小麦的增重幅度有别,平均约在10%上下,这对产量的提高是颇有价值的。

## 3 动力指标的引入

育种目标的设定无疑是指明了小麦培育的方

向,意义重大。长期以来,随着生产的发展和科技的进步,育种目标处于不断充实和提高之中,最初主要涉及农艺性状,其中产量构成因素较为突出;以后,生理以及和生理有密切关系的一些指标,如功能叶尤其旗叶的净光合速率、株型、粒叶比等被逐步引入;优质的问题亦逐渐进入视野;另外,水肥等资源的高效利用也越来越受到重视,以降低成本、保护生态环境。在这种情况下,一种具有特殊含义的指标——动力指标引入育种目标是值得考虑的。所谓动力指标似应具有如下特点:(1)不是产量形成的结果,而是导致产量形成的动力;(2)不是单个动力性状,而是多个动力和非动力性状的结合,其效应是系统的作用或多个因素的综合;(3)外观表现应是简单、明确的,易于测定的,但其内涵却是丰富多彩的,有本质意义的。

### 3.1 株型和单叶净光合速率的启示

在株型育种中,理想株型受到人们的重视。一些学者认为,小麦旗叶较挺、中下部叶片较披呈松塔状较好,其本质在于改变了植株的受光姿态,增强了中下部叶片处的光强,提高了冠层对太阳光的截获量,从而导致叶片净光合速率的提高和单位时间、单位面积上干物质积累量的上升。显然,这种形态性状和叶源功能变强的直接挂沟有利于更多同化物向籽粒的输送,因而具有较明显的动力性质。但是,把这种松塔状结构放在“土壤-小麦-大气”系统内进行审视,问题就变得复杂起来。叶片受光状况的改善,有利于净光合速率的提高,但由于松塔状结构使地面接受了较多的太阳辐射,不但反射光变强,尤其由于第二热源增温,地面红外辐射亦增强,这都会反过来烘烤冠层,使之变热并加速植株的衰老,因而,受光的改善和冠层变热就形成了一种博弈关系,最终叶片净光合速率能否提高,干物质能否有较多积累,就看哪一方占了上风或者说综合效应如何,难由单方面因素决定,这是值得思考的。

单叶净光合速率尤其旗叶净光合速率亦是个动力性质的指标,它的提高亦有类似问题。旗叶是“供体(源)-受体(库)”系统中的重要成员,不管其结构和生理活性多么优良,它的功能都受着整个系统的极大制约,很难想象,在流不畅、库不丰的状态下,它能继续维持较高的净光合速率水平,必须使整个系统都处在活跃、协调的状态才行,因而,追求旗叶净光合速率的提高,应着眼于系统活性的上升,这才是对旗叶光合性能改善本质上的支持,也较易取得良好效果。

总之,从系统着眼,细心研究问题的方方面面并注重各种正反作用所造成的综合效应,这可能是上举事例带来的最大启迪。

### 3.2 变冷和倒置

目前生产上,中间型小麦是主体,冷型小麦很少,中间型小麦中又以暖尾为主的小麦居多,因而,我们所希望的所谓“变冷”是指小麦由暖型或中间型中以暖尾为主的状态逐渐演变成冷型或中间型中以冷型为主或以冷尾为主的状态,即前面提及的冷温状态。小麦是否处于冷温状态是易于观测的,只要拥有红外测温仪器并按规范的方法进行即可。但是,变冷这种看似简单的外部信号却反映了小麦重要动力性状的优化和综合效应的提升。前已指出,“通则不热”,变冷就意味着植株中的水流和养分流较为活跃、较易通达,尤其显示了结实期以流畅为主要标记的“供体-受体”系统内源、流、库的协调,这种协调是以结实各个阶段尤其后期无早衰表现和结实饱满为表现特征的。因而,小麦冷温状态是由多个器官、多种性状综合造就的一种生物物理状态,是一重要的和灌浆结实直接有关的体现动力作用的指标,是启动了植株流畅机制的显著标志,这对籽粒饱满、产量提高是有重要意义的。

“倒置”则指小麦叶片颜色的反向配置,即前面提到的由逆向衰老引发的结实后期上黄下绿的现象,这在田间更易观察,但它却意味着启动了小麦“供体-受体”系统的“接力式”灌浆机制,这是又一重要的动力指标,对籽粒趋大、产量的进一步提升亦有重要意义。

### 3.3 一些思考

动力指标引入小麦育种目标的好处是:(1)对小麦育种目标正在悄然发生的变化添加了新的推力。以前,目标专指产量等少数农艺性状,现在则逐渐步入泛性化轨道——既关心产量,亦关心品质,还关心驱动力以及成本、环境等,这是一种系统思想的注入,很显然,只有系统健康、富有朝气,产量提升才有保障并显得更有意义;(2)提高了育种目标的层次,即不但指明要得到什么,还指明应该做些什么,路径明晰,尤其灌浆结实动力原因的引入,使获得高产的思路更加清楚、更具本质意义;(3)“复杂”和“简单”相结合,即动力机制是小麦内部十分复杂的生理生化过程,为应用方便起见,捕捉住这些相互交织过程的外部信号十分重要,它不但是问题本质的反映,且易于在田间观测,动力指标就实现了这两方面的较好结合。

关于小麦冷温状态和逆向衰老的研究,可能导致一种新的高产、稳产模式的出现,即“大的潜在库容+冷温状态+叶片逆向衰老”。“潜在库容”(潜在库容=单位面积穗数×每穗粒数×每个鲜粒最大体积)涉及的是产量骨架问题,不论当地适种大穗型、多穗型还是中间型小麦,潜在库容都必须较大,否则单位面积上容纳养分的籽粒总体空间窄狭,高产是绝无可能的;“冷温状态”涉及的是在环境多变尤其旱涝等灾害性天气频频来袭情况下,始终能较好维持以流畅为主要标记的库、流、库协调以保证籽粒饱满或较为饱满的问题,这为高产尤其稳产提供了厚重的粒重基础;“逆向衰老”涉及的是在一般小麦高产、稳产的基础上,如何登上一个新层次的问题,因为逆向衰老小麦对环境更趋适应,尤其粒重的趋大更利于高水平产量的攀升。另外,抗倒伏、抗病虫亦必须始终注意,它们是维持植株冷温状态必不可少的条件,否则将会使冠温明显升高,因而应自然融入上述模式之中。

对于育种以及耕作、栽培来说,关心所培育的或者所使用的品种具有何种生物学特性是很自然的事,但是,小麦生存在“土壤-小麦-大气”系统之中,和生境息息相关,因而,对于一个好的小麦,与其说是一个具有好的生物学性状的小麦,还不如说是一个具有好的特性的小麦复合体——既包括小麦本身,又包括周围环境;前者为主体,性状好,后者为客体,和主体的互动好,只有把两者紧密结合起来,也许才能为品种的培育和使用打开一个更加广阔的天地。

### 参 考 文 献

- [1] 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.
- [2] Zhang S W, Wang C F. Research status quo and future of low temperature wheat genotypes. Agricultural Sciences in China, 2008, 7(12): 1413-1422.
- [3] Zhang S W. Concept, characteristics and future of cold type wheat. Science Foundation in China, 2007, 15(1): 51-56.
- [4] 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.
- [5] 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(6): 483-488.
- [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] 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, 2002, 20(5): 727-732.

(下转第163页)

- [65] Khorasani G K, Michelsen J K. Geological and laboratory evidence for early generation of large amounts of liquid hydrocarbons from suberinite and subereous components. *Organic Geochemistry*. 1991, 17:849—863.
- [66] 史美仁等. 中国科学院煤炭研究所报告集, 21号. 1962.
- [67] 陈鹏. 中国煤炭性质、分类和利用(第二版). 北京: 化学工业出版社, 2009, P103.
- [68] 陈晴. 乐平煤中树皮分离及其性质的研究. 兰州煤化学学术讨论会. 1979.
- [69] Wang S Q, Tang Y G, Schobert H H et al. The thermoplastic properties study of Chinese coals with high hydrogen content. International Conference on Coal Science and Technology (ICCS \$ T), Cape Town, South Africa; 2009b.
- [70] Wang S Q, Tang Y G, Schobert, H H et al. The thermogravimetric analysis of Chinese coals with high hydrogen content. 25th Annual International Pittsburgh Coal Conference, Pittsburgh; 2008.

## THE CHINESE TYPICAL COAL TYPE-BARK COAL: A REVIEW

Tang Yuegang Guo Ya'nan Wang Shaoqing

(College of Geoscience and Surveying Engineering, China University of Mining and Technology (Beijing), Beijing 100083)

**Abstract** One of special coal types in Late Permian in South of China, bark coal, is characterized by high volatile matter yield, low moisture, high sulfur content (especially organic sulfur), high fusibility, high swelling, and high oil yield. The research on bark coal has been continuing more than 80 years since 1930s. In this paper, the process of study on bark coal was reviewed, and some suggestions were also provided.

**Key words** bark coal, barkinite, distribution, petrographic characteristic

(上接第 153 页)

- [9] 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): 1608—1073.
- [10] Zhang S W, Wang C F, Feng B L et al. Some traits of low temperature germplasm wheat under extremely unfavorable weather conditions. *Progress in Natural Science*. 2001, 11(12): 911—917.
- [11] Feng B L, Yu H, Hu Y G et al. The physiological characteristics of the low canopy temperature wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under simulated drought condition. *Acta Physiol Plant*. 2009, 31: 1229—1235.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Zhang S W, Wang C F, Yao Y H. Inverse leaf aging sequence (ILAS) and its significance of wheat. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10(2): 207—219.
- [17] Zhang S W, Wang C F. Study on wheat cold source and its characters. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1(2): 132—137.
- [18] 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*, 2006, 34(10): 49—53.
- [19] 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.
- [20] 周春菊, 张嵩午, 王林权. 冷型小麦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.

## LOW TEMPERATURE STATE AND INVERSE LEAF AGING OF WHEAT

Zhang Songwu

(Research Laboratory of Low-Temperature Plants, College of Sciences, Northwest A&F University, Yangling 712100)

**Abstract** This paper explained the following questions: the main points of the theory of wheat temperature type; research status quo of wheat's low temperature state and inverse leaf aging sequence; meanings of dynamic index in breeding and cultivation. It is a memoir of the progress in comprehensive study on the relationships among wheat's canopy temperature, its biological traits and environment.

**Key words** wheat, low temperature state, inverse leaf aging sequence, dynamic index