

小麦进化中水分利用效率的变化及其与根系生长的关系

张岁岐 山 仑 邓西平

(中国科学院水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀和旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100. E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn)

摘要 提高作物本身的水分利用效率(WUE)是实现作物高效用水的生理基础. 用 10 个不同染色体倍性的小麦进化材料在管栽和大田条件下研究了小麦整株水平 WUE 和根系生长的变化以及两者之间的关系. 结果表明, 无论是干旱还是供水条件下, 在小麦染色体倍性从 2n 到 6n 的进化过程中, 整株水平的 WUE 随染色体倍性的增加而增加, 而根系生长(根干重、根长)和根冠比则随染色体倍性的增加而降低; 整株水平上的 WUE 与小麦的根干重、根长和根冠比均成显著线性负相关关系, 随根重、根长和根冠比的增加而降低. 上述结果说明, 在小麦进化过程中, 小麦的根系生长存在对其 WUE 不利的冗余, 只不过这种根系生长的冗余随染色体倍性的增加而降低, 并因此提高了其 WUE.

关键词 小麦 进化 根系 水分利用效率

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的增加, 因此, 如何提高小麦本身的水分利用效率以提高小麦生产潜力一直是小麦育种和栽培学家所共同关注的课题^[1]. Austin 等人^[2]研究了不同进化类型小麦旗叶的光合能力, 发现低染色体倍性小麦的最大光合速率高于多倍体小麦种. 张荣铎等人^[3]的研究发现, 在小麦进化过程中, 旗叶面积随小麦染色体倍性的增加而增大, 而光合速率则下降, 这种光合速率的进化与叶片解剖结构的不同有很大关系^[4]. Richards 等人^[5]就四倍体小麦种易变山羊草与普通小麦的叶片水分利用效率(WUE, 即光合速率/蒸腾速率)进行了比较研究, 发现前者的光合速率要高于后者, 但由于其蒸腾速率较高, 因而其单叶 WUE 要低于后者. 张正斌等人^[6,7]就小麦进化过程中旗叶 WUE 的进化规律及其生理原因进行了研究, 发现在小麦从 2n→6n 的进化过程中, 旗叶 WUE 随染色体倍性的增加而提高, 不同染色体组小麦旗叶 WUE 的大小顺序为 AA>BB>DD>RR, A 染色体组上载有控制小麦旗叶 WUE 的基因. 但其研究仅限于地上性状, 而且也未对整株水平上 WUE 的进化规律进行研究. Siddique 等人^[8]对澳大利亚近 100 年选育出来的 9 个典型小麦品种的研究发现, 现代品种同老品种相比, WUE 显著提高, 其原因在于 0~40 cm 土层中老品种有较大的根系生长. 但迄今为止, 尚未见到小麦进化过程中根系生长的变化及其与 WUE 之间关系的研究报道. 因此本文就冬小麦进化过程中根系生长的变

化特征和其整株水平上 WUE 的进化趋势及两者之间的关系进行了研究, 旨在揭示冬小麦进化过程中根系特征与 WUE 进化的关系, 为半干旱地区高 WUE 小麦育种和栽培提供理论指导.

1 材料与方法

(i) 实验材料. 选用染色体倍性 2n→8n 的小麦进化材料 10 个, 见表 1.

(ii) 试验处理. 在管栽和田间两种条件下进行. (1) 管栽试验. 用直径 16 cm, 高 105 cm 的 PVC 管于 1999 年 10 月~2000 年 5 月在陕西杨凌中国科学院水利部水土保持研究所防雨棚内进行. 为取样方便, 在加工时将 PVC 管径向一分为二, 并在管底部装一直径 25 mm, 长 60 cm 的加水弯管以便于从底部加水. 每管装风干土 23 kg, 并在上部 30 cm 土层中均匀拌入肥料, 在底部和上部同时加水以使剖面达到平衡饱和. 所有种子经精选催芽后于 1999 年 10 月 25 日播种, 每管 10 粒, 10 月 30 日出苗, 11 月 18 日定苗

表 1 实验材料

材料	染色体组型
野生一粒小麦	AA
栽培一粒小麦	AA
斯卑尔脱山羊草	BB
方穗山羊草(节节麦)	DD
法国黑麦	RR
野生二粒小麦	AABB
栽培二粒小麦	AABB
普通小麦	AABBDD
六倍体小黑麦	AABBRR
八倍体小黑麦	AABBDDRR

到每管 3 株, 而后每管土面各加 30 g 珍珠岩再用塑料薄膜覆盖以阻止土面蒸发, 同时测定每管总重, 1999 年冬季不施加水分处理, 仅在 2000 年元月中旬每管加水 500 g. 两个水平水分处理: 从返青以后开始控水, 充分供水处理每周加水一次, 每次 0.3~0.5 kg(根据天气情况确定); 而干旱处理则每 2.5~3 周加水一次, 加水量控制在充分供水量的 40%. 10 个品种 2 水分水平共 20 个处理, 每处理 3 重复共 60 个管子. 实验于 2000 年 5 月 17 日结束, 对每个管子称重以后, 收获植株地上部分并称其鲜重用于计算实验期内的蒸腾耗水量, 然后分别测定每管总生物量用于计算整个植株的 WUE. 剖开每个管子, 将所有土样从表层开始以 10 cm 的间隔分开, 洗出每一土层内(10 cm)的所有根系, 进行根系特征的测定. (2) 田间实验. 于 1998 年 10 月~1999 年 5 月和 1999 年 10 月~2000 年 5 月在中国科学院水利部水土保持研究所大型活动防雨棚内和棚外田间进行. 小区面积为 2 m×3 m, 株行距为 10 cm×18 cm(点播). 水分处理分 2 个水平, 干旱处理全部位于干旱棚内, 3 个重复共 30 个小区. 冬季不浇水, 仅在拔节期供水一次(900 m³/hm²); 充分供水处理的植株在防雨棚外的大田中, 3 个重复共 30 个小区, 根据降雨情况随时供水, 保持土面湿润. 两组处理均随机区组排列, 共 60 个小区. 与管栽试验同时进行(1999 年和 2000 年 5 月 17 日). 用直径 6 cm 的根钻在每个小区的行间、株间和株上 3 点取样, 每隔 10 cm 深度一个样品, 在洗出根系后进行根系特征的测定, 每 3 个点的平均值即为该小区该土层深度处的根系特征参数.

(iii) 测定项目及测定方法. (1) 根系特征(根

长、表面积)测定. 洗出的根系在 CI-400 型根系图像分析系统(CID 公司, 美国)上进行测定, 而后在 75℃烘干称干重, 分层测定后再计算总和值及平均值. (2) 蒸腾耗水量计算. 管栽试验用材料在控水前和收获时分别称重, 因而其蒸腾耗水量 = 控水前管总重量 - (收获时管总重量 - 单株鲜重) + 每次的加水量. (3) WUE 测定. 以每管 3 株小麦地上部生物量与同期每管蒸腾耗水量之比来表示(由于田间实验蒸腾耗水量难以测定, 故仅计算管栽实验的 WUE).

2 结果分析

2.1 小麦进化过程中 WUE 的变化规律

大田和管栽实验根系测定结果有相似趋势, 但由于大田实验难以测定蒸腾耗水, 无 WUE 测定结果, 故以管栽结果为例说明.

表 2, 3 是管栽实验的不同染色体倍性小麦在干旱和供水条件下整株水平 WUE 和根冠生长测定结果, 可以看出, 土壤干旱明显提高了冬小麦 WUE. 干旱条件下, 所有进化材料中八倍体小黑麦的 WUE 最高, 达到 5.736 g/(kg·H₂O). 所有材料的 WUE 排序为: 八倍体小黑麦>法国黑麦>六倍体小黑麦>普通小麦>栽培二粒>野生二粒>方穗山羊草>栽培一粒>野生一粒>斯卑尔脱山羊草; 而在供水条件下, 则六倍体小黑麦的最高, 且排列次序稍有不同. 造成这种差异的原因可能在于不同材料对干旱适应方式的不同. 但对从二倍体到六倍体的所有材料进行分析可以发现(图 1), 在染色体倍性从 2n 到 6n 的进化过程中, 无论供水还是干旱条件下, 小麦整株水平 WUE 均呈递增进化趋势, 随染色体倍性的增加而增加.

表 2 干旱条件下不同倍性小麦的 WUE 及根冠生长结果^{a)}

材料	WUE/g · kg ⁻¹		生物量/g		根重/g		根长/cm		根冠比	
野生一粒	3.163	d	15.791	d	2.342	ab	19834.9	b	0.148	a
栽培一粒	3.923	c	20.360	c	2.397	a	40986.2	a	0.122	a
斯卑尔脱山羊草	3.061	d	17.518	c	2.734	a	22468.8	b	0.157	a
方穗山羊草	4.057	c	19.861	c	1.204	c	13061.0	c	0.061	b
法国黑麦	5.265	b	25.153	a	1.581	b	11737.3	d	0.064	b
野生二粒	4.421	c	27.111	ab	1.595	b	11030.8	d	0.079	b
栽培二粒	4.149	c	24.068	b	1.763	b	15080.8	c	0.073	b
六倍体小黑麦	5.160	b	25.522	b	1.385	bc	11657.0	d	0.055	b
普通小麦	5.151	b	25.970	b	1.770	b	12931.1	cd	0.067	b
八倍体小黑麦	5.736	a	31.431	a	1.995	b	12664.4	cd	0.064	b

a) 表中数字后的字母表示 5%水平的差异显著性(余同)

表 3 供水条件下不同倍性小麦的 WUE 及根冠生长结果

材料	WUE/g · kg ⁻¹	生物量/g	根重/g	根长/cm	根冠比
野生一粒	2.816 c	21.104 c	3.416 a	32183.4 a	0.162 a
栽培一粒	3.596 b	27.148 b	3.801 a	22994.5 b	0.142 a
斯卑尔脱山羊草	2.777 c	20.624 c	2.981 b	24837.4 b	0.146 a
方穗山羊草	3.321 b	23.919 c	1.809 c	16555.0 c	0.076 b
法国黑麦	3.916 a	29.104 b	2.213 b	18799.5 c	0.077 b
野生二粒	4.266 a	33.898 ab	2.329 b	16051.0 c	0.070 b
栽培二粒	4.190 a	35.837 a	2.482 b	22080.2 b	0.070 b
六倍体小黑麦	4.644 a	34.192 a	1.800 c	12875.6 d	0.053 c
普通小麦	4.459 a	33.242 a	1.952 c	15873.0 c	0.059 bc
八倍体小黑麦	4.593 a	35.770 a	2.324 b	17033.4 c	0.067 bc

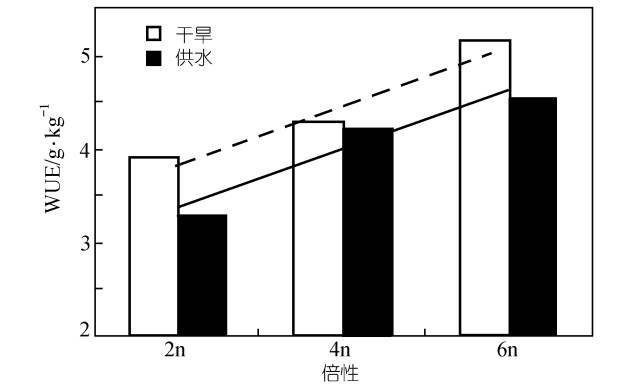


图 1 小麦 WUE 进化趋势

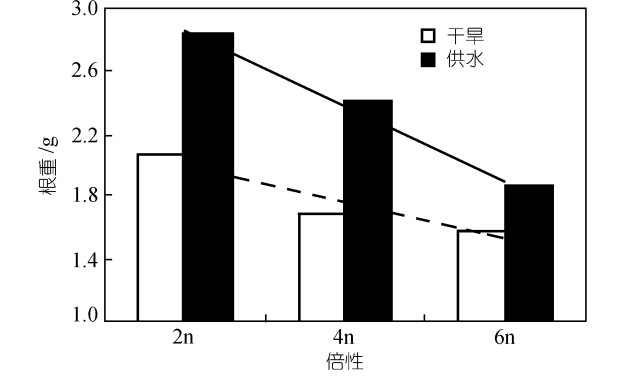


图 2 小麦根重进化趋势

2.2 进化过程中小麦根系生长的变化规律

土壤干旱降低了所有材料的根系生长, 表现为干旱条件下根重的绝对值均低于供水条件下根重的绝对值(表 2 和 3). 在干旱条件下斯卑尔脱山羊草的根最重, 其排序为斯卑尔脱山羊草>栽培一粒>野生一粒>八倍体小黑麦>普通小麦>栽培二粒>野生二粒>法国黑麦>六倍体小黑麦>方穗山羊草; 而在供水条件下, 则以栽培一粒小麦为最大, 且排序与干旱下有所不同. 对所有材料分析可以发现(图 2), 在染色体倍性 2n→6n 的进化过程中, 无论干旱还是供水条件下, 小麦根重均呈递减进化趋势, 即随染色体倍性的增加而减小, 根长和根表面积也有相同变化趋势(图 3).

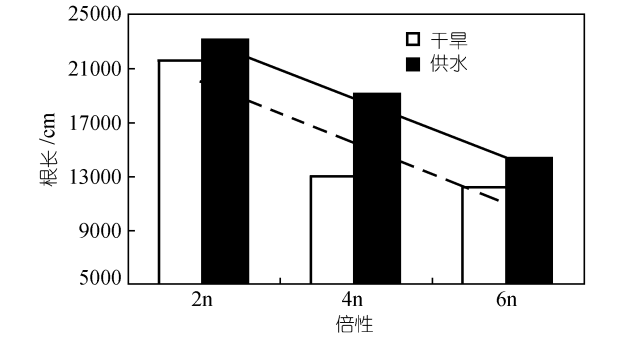


图 3 小麦根长进化趋势

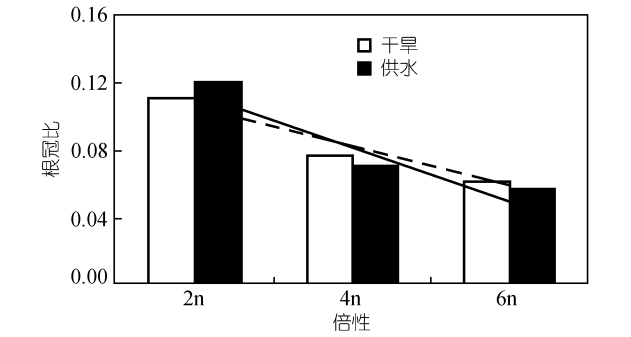


图 4 小麦根冠比进化趋势

不同倍性小麦材料的根冠比也有明显差异, 干旱条件下斯卑尔脱山羊草的根冠比最大, 而六倍体小黑麦的根冠比最小; 供水条件下则野生一粒小麦的根冠比最大, 而六倍体小黑麦的根冠比最小. 土壤水分条件的不同明显影响了其排序. 对所有材料进行分析可以发现, 2 种水分条件下所有材料的根冠比均随染色体倍性的增加而下降(图 4), 成明显负相关关系.

2.3 小麦进化中根系生长与其 WUE 关系分析

以上就不同倍性冬小麦整株水平 WUE 和其根系生长的变化规律进行了讨论, 但这两者之间有怎样的关系呢? 我们对此进行了分析. 结果发现(图 5, 6), 冬小麦的 WUE 与其根重和根长之间均成显著负相关关系, WUE 随着根重和根长的增加而直线下降, 根系的增加并不会提高冬小麦的 WUE. 整株水平上 WUE 与其根冠比之间也成显著负相关关系, WUE 随根冠比的增加而直线下降, 根冠比越大, 小麦的 WUE 越低(图 7). 这说明在冬小麦进化过程中, 根系生长存在对其 WUE 不利的冗余.

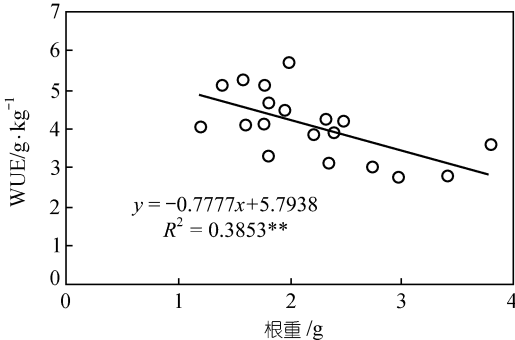


图 5 进化过程中小麦根重与其 WUE 之间的关系
** 示 $P < 0.01$, 余同

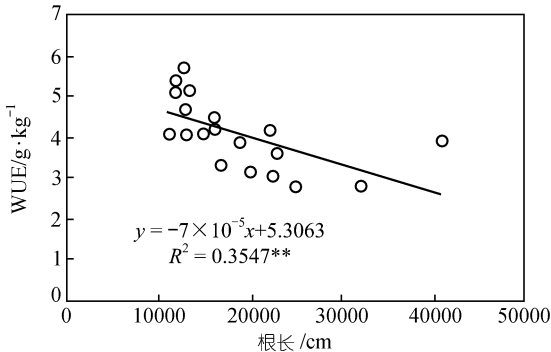


图 6 进化过程中小麦根长与其 WUE 之间的关系

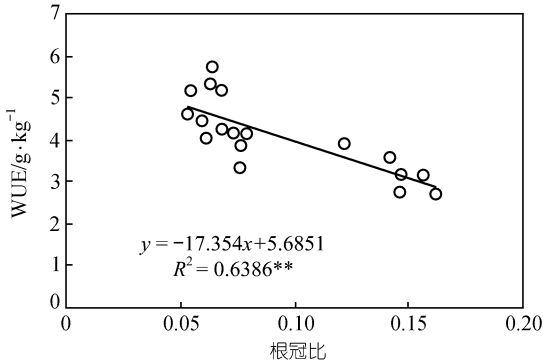


图 7 进化过程中小麦根冠比与其 WUE 之间的关系

3 结论和讨论

张正斌等人^[6]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. 本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.

Passioura^[9]认为, 从生存的角度考虑, 野生种较大的根冠比是需要的, 而在栽培种上, 根冠比则应适当降低, 因为强大根系吸收水分的作用会被收获指数降低的作用所抵消. 本研究通过对不同进化材料的研究发现, 在小麦进化过程中, 随染色体倍性的增加, 小麦的根系生长呈递减趋势, 而地上部生长则呈递增趋势, 并因此导致了根冠比随染色体倍性的增加而降低. 大田实验的结果进一步表明(表 4), 无论是干旱还是供水条件下, 小麦籽粒产量和收获指数均随染色体倍性的增加而增加, 呈显著正相关关系(干旱和供水条件下籽粒产量的 R^2 分别为 0.6531* 和 0.5845*; 收获指数的 R^2 分别为 0.5228* 和 0.5527*, * 示 $P < 0.05$). 通过对根系生长与 WUE 关系的分析发现, 在冬小麦进化过程中, WUE 与根系生长间成负相关关系, 随根重和根长的增加, WUE 呈直线下降. 李话等人^[10]以 6 个半干旱地区不同春小麦品种为材料的研究证明, 黄土高原半干旱地区春小麦品种在根系生长上存在对产量不利的冗余. 本研究则进一步证实, 在小麦进化过程中根系生长也存在对 WUE 不利的冗余, 只不过这种根系生长的冗余随染色体倍性的增加而减小, 因而使 WUE 呈递增趋势. 因此在以水分高效利用为目标的现代小麦育种和栽培实践中, 不应盲目追求强大根系在抗旱方面的作用, 而应以减少根系生长冗余、增强根系功能(对水分养分的吸收能力)为主.

本研究还发现, 随染色体倍性的增加, 根系生长呈递减趋势, 而其相应的蒸腾耗水量并未表现出相同的趋势, 可见随根系总量的降低, 蒸腾耗水量并未同步降低, 或许在根系总量降低的同时单位根系吸水能力的增加弥补了这种总量上的不足, 但本文对此并未涉及, 尚需作进一步的研究.

表 4 大田条件下不同倍性小麦的籽粒产量和收获指数

材料	籽粒产量/kg · (hm ²) ⁻¹		收获指数	
	正常供水	干旱	正常供水	干旱
野生一粒	2242.5 c	1612.5 cd	0.216 d	0.166 d
栽培一粒	1548.8 d	1305.0 d	0.121 f	0.189 d
斯卑尔脱山羊草	795.0 e	795.0 e	0.164 e	0.161 d
节节麦	2805.0 c	964.5 e	0.360 b	0.280 c
法国黑麦	4901.3 b	3926.3 a	0.288 c	0.256 c
野生二粒	1627.5 d	1935.0 c	0.152 e	0.184 d
栽培二粒	2557.5 c	2475.0 c	0.258 c	0.260 c
六倍体黑小麦	5310.0 a	3228.8 b	0.446 a	0.339 b
普通小麦	5718.8 a	4106.3 a	0.421 a	0.367 a
八倍体黑小麦	5707.5 a	4571.3 a	0.395 ab	0.264 c

致谢

本工作为国家重点基础研究发展规划(批准号: G1999011708)和国家自然科学基金(批准号: 30170559)资助项目。

5 Richards J, Mornhinwed D W, Ferris D M, et al. Leaf photosynthesis and conductance of selected *Triticum* species at different water potential. *Plant Physiol*, 1987, 83: 1014~1017

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. *Aust J Plant Physiol*, 1996, 23: 751~761

2 Austin R B, Morgan C L. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. *Ann Bot*, 1982, 49: 177~189

3 张荣铨, 高忠. 小麦种和品种间叶片展开后光合特性的差异及其机理. 见: 邹琦, 王学臣, 主编. 作物高产高效生理学研究进展. 北京: 科学出版社, 1994. 35~45

4 吴源英, 张荣铨, 魏锦城. 小麦叶片叶肉细胞及叶绿体的形态、结构和光合速率的关系. *南京师范大学学报(自然科学版)*, 1992, 15: 95~102

6 张正斌, 山仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究. *科学通报*, 1997, 42(17): 1876~1881

7 张正斌, 山仑, 徐旗. 控制小麦种、属旗叶水分利用效率的染色体背景分析. *遗传学报*, 2000, 27(3): 240~246

8 Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: Shoot ratio of old and modern, tall and semidwarf wheat in a Meditertanean environment. *Plant Soil*, 1990, 121: 89~98

9 Passioura J B. Root and drought resistance. *Agri Water Manage*, 1983, 7: 265~280

10 李话, 张大勇. 半干旱地区春小麦根系形态特征与生长冗余的初步研究. *应用生态学报*, 1999, 10(1): 26~30

(2001-11-06 收稿, 2002-07-22 收修改稿)