

小麥栽培生物学基礎

第一卷

Ф. М. 庫別爾曼

科学出版社

小麥栽培生物学基礎

第一卷

(小麥生活初期的發育學特性)

Ф. М. 庫別爾曼著

崔繼林 郭紹錚 薛淑倫譯

汪向明校

科學出版社

1958

Ф. М. Куперман
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КУЛЬТУРЫ
ПШЕНИЦЫ I

Изд. Московского Университета, 1950

内 容 提 要

本書著者從事小麥試驗研究三十年，她以自己的研究資料為主，結合蘇聯和外國的許多研究結果，編著了“小麥栽培生物學基礎”一書，一共有四卷，這裏翻譯的是其中的第一卷。

在這本書裏主要記述了小麥生活初期——發芽、分蘖——的生物學特性，特別着重地闡明了分蘖節的構造及它的功能。除通過生動的實例說明了形態生理研究法在農業實踐中的應用外，本書的另一特點是自系統發育與環境條件的相互聯繫上，論證了特性的形成過程和這些特性在生存適應上與實踐上的意義。最後一章由小麥生育初期發育生物學特性上來說明了有關播種、培土、春耙等農業技術的生物學的基礎。

小麥栽培生物学基础

第一卷

〔蘇〕Ф. М. Куперман 著
崔繼林 郭紹錚 薛汝倫 譯
汪向明 校

*
科学出版社出版 (北京朝陽門大街 117 號)

北京市書刊出版發售業許可證出字第 061 號

中国科学院印刷厂印刷 新华书店總經售

1958年 6月第一版
1961年 5月第二次印刷
(京) : 3,567—7,566

書號：1139 字數：144,000
開本：787×1092 1/27
印張：7 1/27

定價：(10) 1.10 元

著者序

我非常欣慰地得悉“小麥栽培的生物學基礎”第一卷的中譯本將要出版了。雖然我為這部共分四卷的著作，曾連續工作了卅年，我知道，在書中仍有許多缺陷。中國有數千年的栽培小麥的經驗，我希望中國的科學工作者和專家們，能給我很大的幫助來彌補這些缺點。

同時，我非常高興拙著可能會有益於提高人民中國的小麥產量的事業。

生物學博士 莫斯科大學教授 Φ. M. 摩別爾曼

莫斯科 莫斯科大學 1957年8月21日

目 錄

著者序	1
緒言	1
第一章 小麥生長發育的基本階段	7
第二章 小麥發芽過程中重要的形態與生理特性	12
第三章 小麥幼苗與分蘖節形態及解剖結構上的特性	17
第四章 分蘖節——儲藏物質的倉庫	25
第五章 分蘖節——形成新芽的器官	30
第六章 分蘖節——小麥根的形成器官	38
第七章 分蘖節的“假生長”現象	51
第八章 分蘖節着生深度是種生存的生物學適應	66
第九章 土壤表層的保護作用	71
第十章 土壤表層的濕度狀況	81
第十一章 小麥對潛莖害蟲的抵抗性與不同分蘖節着生深度的關係	84
第十二章 加深分蘖節的方法	86
第十三章 種子品質對分蘖節着生深度的影響	111
第十四章 不同地理來源小麥分蘖節的深度	114
第十五章 小麥分蘖過程的強度(總分蘖和有效分蘖)	119
第十六章 在第一與第二階段上聯系不同生長發育綜合條件的小麥分蘖	125
第十七章 在不同土壤濕度與礦物營養條件下小麥的分蘖	133
第十八章 在不同播種期播種方法和播種量下小麥分蘖的強度	138
第十九章 小麥的“多節性”現象	149
第二十章 根據生活初期發育規律提高小麥產量的農業技術措施	159
參考文獻	180

緒　　言

在蘇聯穀物生產的總平衡量中，小麥佔有主要地位。蘇聯小麥的總面積自 1929—1940 年由 29.7 增加到 41.9 百萬公頃，佔全世界小麥播種面積 $1/4$ 以上。

小麥生物學的主要分科，早在 19 世紀末及 20 世紀初，已為 С. Г. Топорков (1899), А. Новацкий (1899), П. Слезкин (1897), А. И. Стебут (1916), Б. Г. Ротмистров (1914), Д. Н. Прянишников (1900), И. В. Якушкин (1928), Персиаль (Persial) 以及其他俄國及國外的研究者的工作所奠定。

試驗機構的工作確定了應用於蘇聯不同農業區的穀物栽培的基本操作。選種站主要由地方品種中選育及使用雜交的方法，得出許多選育品種，在集體農莊及國營農場中，已佔有成上百萬公頃的面積。

早在 20 世紀初，關於小麥生物學、選種學及農業技術的文獻，已達數千以上，可是有許多小麥生物學上的基本問題仍然是不明確的。像小麥的冬性、春性、晚熟性、早熟性、抗寒性、抗旱性、免疫性這些重要的問題已累積了大量的但表面上尚是矛盾的具體材料。

出現一個能綜合個別事實，並為研究植物有機體發育多方面規律性基礎的一般生物學理論是十分必要的。

這個任務由於李森科研究出的植物階段發育理論成功地得到了解決。

植物階段發育的理論在很短的時期內，就進入了農業生物科學的各個領域，並被深刻地運用於社會主義的農業實踐中。

在小麥試驗研究領域內，這一理論的影響是特別有益的。其

中特別卓越的小麥研究者是李森科及其親密的助手 Д. А. 多爾古辛 (Долгушин)。

植物階段發育理論確定了：植物在其不同的發育階段需要不同的生活條件、這種需要是在屬、種品種發育歷史過程中形成的。

從這個理論學說出發，生物科學光輝地解決了冬性種春播不抽穗原因的問題，早熟及晚熟性的問題，並且同時提出了藉助於春化法，迫使任何冬性小麥品種於春播下抽穗。

在植物階段發育理論的基礎上，揭發了冬小麥不同發育階段抗寒性的差異，並做出了對付多種作物冬季死亡的有效措施。

在選育抗旱小麥新品種工作中選種家在對不同發育階段小麥抗旱性的研究工作上，表現了較大的力量。

在灌溉條件下，關於小麥生物學及生理學的研究工作，也是十分有用和有效的。

植物階段發育理論在選育各種作物的新品種上賦與了選種家以強而有力的武器，並且首先在小麥方面證實了定向培育改變其本性的可能性，春麥厄里特羅斯別爾姆 1160 (Эритроспермум 1160) 已轉化為冬性，在西伯利亞條件下其抗寒性超過烏克蘭、庫班及伏爾加河中、下游流域的許多冬小麥，使用這種方法為西伯利亞創造了許多高度抗寒的品種。

這些遠沒有充分地概括了在植物階段發育理論基礎上，於小麥生理選種及農業技術方面所獲得的發現性的與實踐性的成就。

植物階段發育理論的高度有效性與力量是在於它的唯物的內容與辯證的方法。

“辯證法不是把自然看做彼此隔離、彼此不相依賴的事物或現象的偶然堆積，而是把它看做有聯繫的統一整體，其中各個事實或各個現象是有機地互相聯繫着，互相依賴着，互相制約着的。”(斯大林：辯證唯物與歷史唯物主義，莫斯科外文出版社，參閱 1951 年)

人民出版社中文版第 5 頁。)

植物階段發育理論把有機體與其體內進行的過程，看做是密切聯繫着的、與外界發育條件是統一的。

階段發育理論為進一步改變小麥本性開闢着廣闊的前途，——特別是為創造這樣的小麥新類型，使其能利用斯塔漢諾夫農業工作者藉威廉斯-杜庫恰也夫牧草栽培農業制度所獲得的高度土壤肥力。

在全蘇列寧農業科學院 8 月的會議上，Д. А. 多爾古辛在他的講演中曾經指出，“在我們的穀物事業上，我們現在站在一個新的時代……現在的小麥品種不能滿足我國社會主義大田上斯塔漢諾夫工作者的要求……我們需要具有更大生產可能性的，能更好地利用斯塔漢諾夫農業技術條件的新型小麥。”(1948)

選育具有大的可塑性及高產性能的小麥新類型，需要進一步地深入地研究小麥的生物學，在這方面重要性是：

(1) 研究小麥初期生活階段，以便達到加強其生長和增強有效分蘖。

(2) 對穗發育的條件作實驗的研究，以便在顯著增加穗的多果性的方向掌握其形態建成過程。

掌握小麥穗發育途徑的研究，受到很大的注意，關於這一點以全蘇農業科學院進行的優良分枝小麥的育成工作規模之大就可作證明。也可以引證近年來在這一方面發表的生理研究工作為證明 (М. А. Бассарская (1946), Г. В. Заблуда (1948), Ф. М. Куперман (1939—1948) 等)。

可是，與禾本科植物生長初期的幼芽及分蘖節的發育有關的許多過程，直到現在尚未得到足夠的注意。

然而種子發芽期，幼苗發育與分蘖期對以後整個生長期和產量都有很大的作用，在這期間小麥不僅形成新芽，也發育着原始的穗。

分蘖節是禾穀類生活中一個複雜而且十分重要的器官，在各作物中分蘖節更是有特殊的意義，冬小麥由於數千年來栽培區域的不斷擴大及分佈在冬季嚴寒的區域因而形成了特殊的植物。——有越冬分蘖節的一年生植物。

在嚴寒的冬季條件下，相當長期的強迫的“休眠”在冬小麥分蘖節構造上，趨向於存活和保持種的生存上的一系列適應特性上，留下了烙印（薄膜組織細胞的旱生性，耐受長期脫水的性能，甚為發達的分生組織，高度的碳水化合物含量等）。

另一方面長期於淺播條件下培育冬小麥也引起十分重要的適應性狀——多數野生越冬植物越冬的能力形成深分蘖節的特性——的喪失。而多數選種家忽視了利用選擇深分蘖節類型以提高小麥抗寒性的可能性。

旺盛的分蘖能力是穀物與雜草種間鬥爭中的自然適應。良好分蘖的小麥，廣泛的全面地遮覆了土壤，阻礙雜草的幼苗出現，同時小麥分蘖節可認為是貯藏物質的貯積所在，在長期冬季積雪下供給植物組織的養料，春麥的分蘖節於短期而常見的春季乾旱期間光合作用降至最低限度時，也履行着同樣供給養料的功用。

無論是冬麥和春麥的分蘖節當地上部分和根系於不良外界環境條件或受農業害蟲危害死亡時，都是形成新芽與根的唯一器官。

自分蘖節發育出主要的小麥有效莖。

研究證明，小麥分蘖節也可做為無性繁殖之用，考慮到有可能控制冬小麥的分蘖過程的持續期後，那就很容易的分開正在分蘖的植株的各個莖芽以便獲得不同本質與不同階段的植物。這種方法直至目前在選種中尚少應用，而對選育多年生型小麥將可能是十分有希望的。

分蘖節是促進植物加強生根的器官，冬小麥與春小麥的生產力在頗大程度上決定於節根的形成與發育。節根是禾穀植物重要的支持根系，節根未發育的植株遭受“根拔”（вылижение）與“風

蝕”(выдувание)的傷害更嚴重得多。

B. P. 威廉斯曾不止一次的指出：多數穀物的分蘖期具有特別重要的意義，因為在這個時期內植物形成新的芽與葉而且新的組織蒸騰特別大量的水分。

大家都知道，威廉斯以一年生及多年生禾穀類植物發育生物學方面深刻的知識，使他有可能做出經典的牧草栽培的制度，而且威廉斯曾詳盡地研究了禾穀植物分蘖的生物學。

研究發芽、分蘖、及生活初期的發育條件應當製定蘇聯各農業區冬、春小麥關於播種及管理的農業技術操作打下基礎，由小麥生長初期的發育規律出發，而製定關於播種及管理的農業操作，可以顯著提高蘇聯佔有數百萬公頃播種面積的小麥產量，且以百倍地酬報，從事這種主要作物的發育生物學研究的生物學家所負的勞力。

本書著者曾於 17 年以上的期間內在哈爾科夫、第聶伯羅彼得羅夫斯克 (Днепропетровск)、卡巴爾達 (Кабардинск) 及巴爾瑙爾 (Барнаульский) 國家選種站的試驗研究工作中研究小麥的發育並在烏克蘭、摩爾達維亞、北高加索、西西伯利亞各地的國營農場及集體農莊的生產條件下進行考察。我們認為說明這些已獲得的資料並由階段發育理論觀點加以總結，對於從事提高蘇聯小麥產量的生物學者、農學家及農業實踐工作者都是有用的。

文獻資料的研究指明：關於禾穀類發芽的生物學問題，早已有很多綜述的文章。而小麥自幼苗至拔節這段生活期間尚研究得很少，並且在生物學文獻內很少闡明，我們認為在這個著作中不應該就小麥種子發芽過程的文獻作一個綜合的敘述，因此僅限於簡短地介紹關於這個問題的主要資料，並且闡明於 1945—1948 年間我們及其他研究者們所獲得了一些新的試驗資料。我們對小麥發育生物學特性介紹的重心，在於小麥生活期中研究得很少的一個時期——分蘖期。在我們看來，特別重要的是對分蘖節給予

全面的描述，指出分蘖節的多種功能，而這多種功能是小麥——作為禾穀類植物之一人類勞動所創造的栽培植物——在進化過程中的適應。

根據小麥發育中已研究出的規律性，現在已經作出了在蘇聯不同土壤——氣候條件下提高小麥產量的綜合農業技術。這種技術記述在本書最後的一章裏，目的是在可能範圍內幫助農業實踐工作者製出的運用在其工作地區內的提高產量的具體措施。

第一章 小麥生長發育的基本階段

小麥屬一年生(一生中結一次實的)種子植物。

“一年生穀物的全部發育——自發芽到新籽實的成熟——是在短於一年的時期內結束的，冬性一年生穀物，出苗期常於播種當年秋季完成，而分蘖期於同年的秋季結束或者集中於翌春，也或能延續到秋季及春季。但冬性植物的全部發育總是繼續不到一年。”

(B. P. 威廉斯)

小麥的發育像任何種子植物一樣，是由不同的質變的發育階段構成的，所謂發育階段可理解為“……植物發育中的這個階段或質變期(在莖生長點內進行的)，沒有它們，植物就不可能進行正常的發育過程，經過不同器官特性的形成進入結實。在這些質變的基礎上(正確的說，是由這些質變中)，即發育階段上發展着植物各個部分和器官，特性和品質。”(李森科，1935)

在一年中種子植物整個發育周期中，現在已明確的僅有兩個初期階段——春化階段與光照階段。植物若未通過這兩個階段，它就不能進入結實與完成其個體發育的生活史。

小麥的第一個發育階段——春化階段——於外界存在其相應的發育條件時可能在剛剛萌動的胚芽裏就開始。冬小麥與春小麥的每個品種都有相對地一定範圍的與溫度、養料、空氣、濕度的關係。

“無論植物在通過個別階段發育或通過自種子到種子全部發育期時所需的不同條件，都決定於該植物的本性。”(李森科，1946)

根據不同地理來源小麥品種的分析，以及李森科、多爾古辛和其他科學工作者的多數試驗研究結果，已確定了多數區域化小麥品種為通過春化階段所需要的溫度範圍。

總結研究的結果，李森科寫道：“假若把所有的小麥品種分為冬型、半冬型與春性的，那麼可以看到：為了通過春化階段，冬型品種除其他條件外，要求不低於 -2°C 不高於 $+10^{\circ}\text{C}$ 的溫度，半冬型不低於 $+3^{\circ}\text{C}$ 不高於 $+15^{\circ}\text{C}$ ，而春型的是 $5-20^{\circ}\text{C}$ 或高些。”

春化階段結束後，為了正常的發育，小麥尚需通過第二階段——光照階段的發育。

在這一階段的小麥發育質變需要一定數量長日條件，最好是連續不斷24小時的光照下進行。

此後的植物發育階段現在尚很少研究過。

一年生種子植物的生長與發育不是一回事。假如不給它通過發育階段所需要各種條件，植物能進行生長，儘管如此它的發育是極其緩慢的，假如當冬小麥缺乏完成其春化階段的條件時（由於過高的溫度）它能十分長久的生長，並且由分蘖節處一再形成許多新芽。在第一階段的基礎上能形成芽、葉及節根但不能發育延長地上莖的節間，不能進行穗原始體的分化。在發育受礙下，同化過程中累積着的有機物，用於在第一發育階段中可能形成的器官。

根據生長發育不是一個現象以及階段的通過並不經常伴有一定形態變化的原理，小麥的植株可能具有同一發育階段而有不同生長狀態：（1）胚始萌動；（2）未穿出芽鞘的幼苗狀態；（3）第一綠葉片開展的幼芽；（4）2—3葉未分蘖並且尚未形成分蘖節的幼苗；（5）形成第一地下分蘖節其基部附有側芽的幼苗；（6）分蘖始期的幼苗；（7）充分分蘖期的植株（3—4個到數百個芽）。（圖1）

轉入第二個光照發育階段，小麥並不立即發展成以肉眼可見的形態變化，並且只有在以後經過數日，在這個新階段的基礎上，能發展其相應的器官與特徵。

銜接的第二階段——多數小麥的光照階段短於第一階段——結束前，植株繼續停留在幼苗——分蘖的狀態，隨生長條件（水分，

養料，光照長度與強度以及溫度)為轉移。

光照發育階段後，根據多數研究者的觀察莖生長錐上開始小

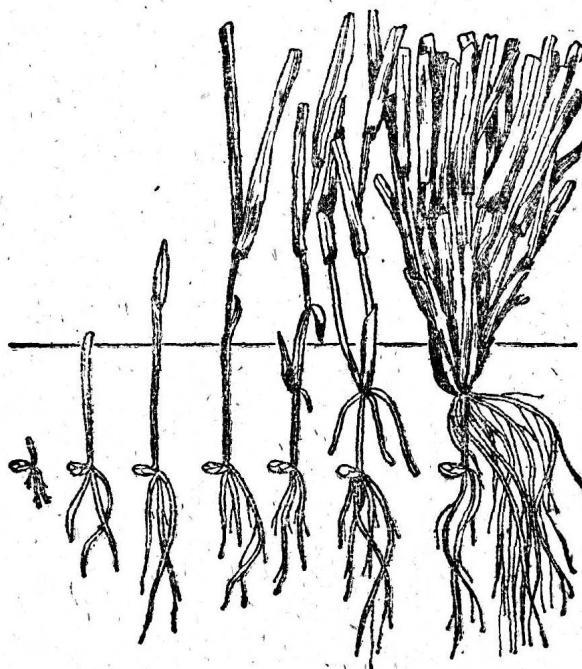


圖 1 在春化階段的冬小麥(留切斯前斯 329)

植株(1—3)自右而左)6月播種的分蘖期；

植株(4—7)7月播種。由於夏季過高的溫度春化階段未進行

(巴爾瑙爾 Барнаул, 1945年8月5日)

穗原始體的分化(圖 2)。

光照發育階段結束後，在相應的條件下植株能轉入結實。

於拔節期間或“抽莖”期莖方始伸長，這生長是由每節間的下部發生的。小麥的這種莖伸長生長；像其他禾本科一樣，是以所謂“間生”生長方式完成的。

通常小麥的莖有5—6個節間，但隨發育條件節間變化在4—7

之間，若把地下部的節間計入，其數更多。此後當穗由旗葉抽出，即開花，有時於穗未抽出旗葉時即開花。小麥中以自花授粉為主，雖然在任何年份裏，也看到部分的植株有異花授粉趨勢，特別在由雜交得來的品種中。

受精後，進入籽實形成期與成熟期。此期葉片一般已不生長，而莖（特別是在西西伯利亞、北哈薩克斯坦地區）尚繼續生長並且到達最後高度，於籽實形成期，胚進行發育，胚乳細胞積聚着澱粉與蛋白質。

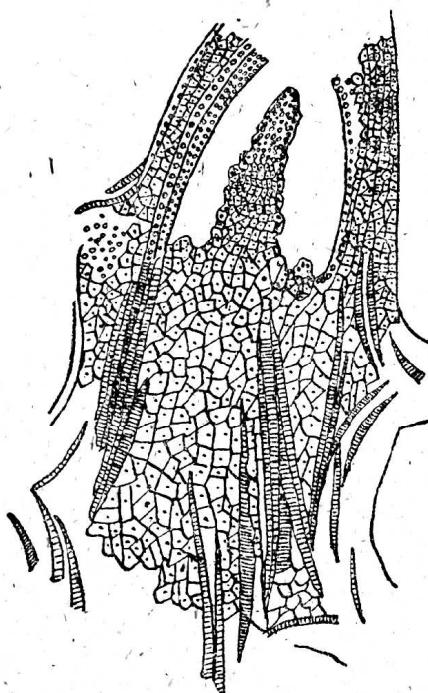
通常把籽實成熟的外表發育段落分成下列數期：（1）乳熟期，此時籽實尚綠，種皮內含有葉綠素，已貯積液體狀內含物，而在組成外觀上呈乳狀；（2）黃熟期或臘熟期，此時籽實呈黃色，其內含物有延性，以指甲切之似蠟；（3）完熟期此時籽實失去大部分的水分，並變硬。

圖 2 春小麥斯梅納（Смена）分蘖期
小穗原始體開始分化

小麥每一個發育段落的長度以及全生長期的長度視品種及不同品種小麥植株被培育的條件而不同，變動很大。同一品種於某一條件培育時為冬性，而於另一條件下則呈春性。

晚熟小麥在一定的培育條件下能表現為早熟。

培育的條件愈不適應該品種的本性——通過春化、光照階段的可能性——則該品種通過其生長週期愈慢，自種子播種至新種



子成熟的期間亦愈長。即使是環境條件不適於其中的一個發育階段，植物就不能進到結實。如衆週知，小麥在春播下，產生幼苗，發育葉子，而在整個夏季的時期內不能到達抽穗，這種被稱為冬麥是與春麥相反的，春麥它於春播大田條件下，通常是抽穗的。在農業實踐上冬小麥是秋播，春小麥是春播。

若環境條件完全適合於階段的通過，那麼植物就相當快地進行所有的生長與發育段落。若環境條件對個別器官的生長並不十分適合，那麼小麥或可能完全不發育這些器官，或者發育一部分。例如分蘖節上可能不生長芽，節間數可能是減少的，可能結1—2個小穗，每小穗中有1—2花。但此時作為生存最重要的種子，在這種情況下，受到的變化極小。相反的，若環境條件十分有利於所有器官的生長與發育，那麼小麥植株就產生健壯多莖的株叢，具有密集而發育良好的根系，以及多粒或結實良好的分枝小穗。

藉不同的農業操作以調節小麥的培育環境，可能掌握植物各生活期的長度，並且這樣能達到種子的最高產量，農業實踐上就是如此栽培小麥的。

第二章 小麥發芽過程中重要的形態與生理特性

小麥的籽粒，在農業實踐中通常稱曰種子，實際是果實。穎果——一個種子的果實——可分為：種子與種皮和以子房壁構成的果皮。

種子的重要部分是胚及胚乳。胚乳是其貯積養料的組織，養料中為正常萌芽與胚的新陳代謝所必需的維生素型的物資。小麥種子的胚乳，是雙重受精過程結果所形成的果實，並且是受精的核二次多次細胞分裂的結果發育起來的。胚乳不是一個同質的組織，胚乳柵狀層緊接於種皮下，幾乎不含澱粉，並且堅實地充填着糊粉粒，因此命此層為糊粉層，此層之下有游離的胚乳，細胞內完全為澱粉粒所充填。胚位於籽實的基部，在凸起的一面，與胚乳具有某些角度，並且可相當容易地與胚乳分離開。胚由與胚乳相聯的盾片 (scutellum)、為原始葉所覆被的胚芽 (plumula)、初生莖 (下胚軸 hypocotyle) 所構成。胚與種子的胚乳相比較，是不大的，佔全籽實重的 1.0—2.5%。根據我們在 23 個冬小麥與春小麥品種測定結果，平均胚佔籽實總重的 1.7%。果實和種皮佔 11.3%，87% 是屬於胚乳。

在某些情況下，一個種子上能看到形成 2 個、有時有 3 個胚。這種多胚的現象，即所謂“多胚性”。常常在高度農業技術條件上看到，因此在這種情況下，多胚性常伴隨着籽實千粒重的提高。

間或看到小麥種子的無胚現象，種子有相當正常發育的胚乳而缺乏胚。有時有胚正常發育而完全無胚乳的情況。

常常看到胚發育正常而胚乳有不同程度的不健全和不充實。這種種子在農業實踐上稱曰“癟粒”(шуплых семян)。

癟粒不僅是胚乳未充分發育，並且它也常小於正常粒。癟粒