



叶片遮阴处理对逆序小麦灌浆特性的影响

邢建军¹, 汤毛月¹, 杜光源¹, 唐 燕², 王长发³, 汪自庆¹

(1. 西北农林科技大学 理学院, 陕西杨凌, 712100; 2. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西杨凌, 712100; 3. 西北农林科技大学 农学院, 陕西杨凌, 712100)

摘 要 为揭示逆序衰老小麦源库互作关系及叶片的衰老机制,以逆序衰老小麦‘兰考矮早 8 号’和正常衰老小麦‘小偃 22’为材料,研究田间试验条件下花后不同时期套袋遮阴对小麦源库关系和灌浆特性的影响。结果表明:‘兰考矮早 8 号’具有相对较大的千粒质量和最大穗粒体积,具有较长的灌浆活跃期,且具有相对较高的灌浆速率;‘小偃 22’顶二叶的干物质量在灌浆期内基本保持同步变化,而‘兰考矮早 8 号’旗叶干物质量比倒二叶早 10 d 到达最大值;2 种小麦的物候期对遮光处理的响应方式不同。遮光处理后‘小偃 22’茎干物质质量转运都被推迟,而‘兰考矮早 8 号’则正好相反,茎干物质转运提前;旗叶遮光显著降低‘小偃 22’的最大穗粒体积,‘兰考矮早 8 号’倒二叶的遮光处理对穗粒体积的影响水平超过了旗叶的遮光处理。可见,逆序衰老小麦对遮光处理的适应性较强,具有通畅的碳同化物运输流和较大的籽粒库库容,是其保持较高灌浆活性和较长灌浆期的重要生物学基础。

关键词 小麦;逆序衰老;灌浆;源库关系

中图分类号 S183

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2018)08-1104-08

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界三大粮食作物之一,传统的表型观察和生理育种仍然是小麦育种的重要手段^[1]。逆序衰老小麦是近年来生理育种和表型观察相结合而发现的一类具有高产潜力的小麦品种^[2]。逆序衰老小麦不仅具有较低冠温、较高的光合蒸腾活性,而且其叶片衰老模式较为特别,并非传统衰老理论所认为的各叶位叶片中旗叶最后衰老,而是旗叶较之倒二叶先出现泛黄和衰老^[3-4]。近年来,关于逆序小麦的研究从关注逆向衰老的生理表现向源库关系及同化物转运特性深入,还研究减源(如遮光)、缩库(如剪穗)、干旱等处理对逆向衰老的影响^[5-11],相关研究为探究逆序小麦源库互作、生理代谢及与环境的相互关系奠定了理论基础。这方面王长发和苗芳课题组开展了较为细致和深入的研究工作。小麦的籽粒灌浆是源到库的碳同化物运输过程,逆序衰老小麦的灌浆特性可能与顶二叶源活性的协同调节、茎暂时贮存库的活化和载出以及籽粒库

的库容密切相关。小麦籽粒灌浆期是小麦发育的重要阶段,也是对环境较为敏感且对产量形成起至关重要的阶段,该阶段如光照不足,籽粒质量明显降低^[12]。本试验以典型的逆序衰老小麦为试验材料,区别以往的搭棚遮阴,在灌浆期对顶二叶进行局部遮光处理,调节顶二叶的源库平衡,探讨不同叶源在籽粒灌浆各个阶段的贡献,由此揭示逆序衰老小麦顶二叶的源库特征以及它们在籽粒灌浆过程中的功能。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与设计

选取‘小偃 22’和‘兰考矮早 8 号’为试验材料,其中‘小偃 22’为黄淮海地区主栽品种,其灌浆期冠层温度较低,生态适应性较强,高产稳产;‘兰考矮早 8 号’为较典型的逆序衰老小麦品种,其在灌浆后期的非顺序衰老茎比率超过 50%。田间试验于 2014-10-06 至 2015-06-07 在西北农

收稿日期:2016-11-18 修回日期:2016-12-14

基金项目:国家自然科学基金(31201122);西北农林科技大学基本科研业务费专项资金科技创新一般项目(2452015070, 2452015078)。

第一作者:邢建军,男,硕士研究生,从事植物水分和同化物运输动力学机制研究。E-mail: jianjunxing@aliyun.com

通信作者:唐 燕,女,博士,讲师,从事小麦生理学研究。E-mail: tangyanyan1155@163.com

林科技大学国家节水灌溉试验站进行(108°04'E, 34°20'N), 位于中国小麦主产区黄淮平原冬麦区。试验地前茬为空地。试验品种在田间随机区组排列, 3 次重复, 每个小区 30 行, 行长 1 m, 行距 0.25 m, 株距 0.033 m。2014-10-06 进行点播, 一次性施足底肥, 冬灌一次。田间管理根据黄淮平原冬麦区品种耕作要求进行。

开花期将同一天开花的蘖茎挂牌标记, 作为基础采样材料。为探讨籽粒灌浆各个阶段顶二叶对籽粒灌浆的贡献, 对旗叶和倒二叶分别进行遮光“缩库”处理, 特定叶位叶片对籽粒灌浆的贡献, 可由该叶位叶片遮光处理后的穗粒质量相对于对照的减小量来表征。具体试验方案如下: 从基础采样材料中随机选择样本, 对旗叶或倒二叶进行套袋遮光处理, 遮光袋与叶片等长, 由黑色遮光布和防水硫酸纸两层构成, 其中内层为硫酸纸, 外层为黑色遮光布。从花后 5 d 开始, 每 5 d 对样本叶片套袋一次, 每次处理选择 20 株蘖茎进行套袋, 其中旗叶套袋和倒二叶套袋均为 10 株。蘖茎的套袋时长分为 5 d 和 10 d 两种处理水平, 即每种叶位叶片每种处理水平为 5 个重复。采样时间为花后 10 d、15 d、20 d、25 d、30 d 以及 35 d, 基本采样样本群未被套袋的植株作为对照(CK)。

1.2 测定指标及灌浆速率模型

测定指标包括叶片叶绿素质量分数、籽粒灌浆速率以及叶、叶鞘以及茎的干物质量。采集的蘖茎按籽粒、旗叶、倒二叶、穗下茎以及倒二节间茎等部分, 分别称取鲜质量。穗粒体积采用排水法测定。所有材料称量完鲜质量后, 105 °C 杀青 30 min, 75 °C 烘干至恒质量, 称量干质量。

叶绿素测定方法参照高俊凤^[13]的方法。

小麦籽粒灌浆过程的 Logistic 方程表达式为^[14]: $y = A / (1 + Be^{-kt})$ ①

式中, y 为千粒质量, t 为花后时间(days after anthesis), A 、 B 和 k 均为待定参数, 其中 A 为千粒质量的最大积累量, B 和 k 与灌浆活跃期有关。

将①式对 t 求导即为灌浆速率函数, 其表达式为: $dy/dt = ABke^{-kt} / (1 + Be^{-kt})^2$ ②

由②式可知, 最大灌浆速率出现的时间为 $t_{\max} = \ln(B)/k$, 最大灌浆速率为 $(dy/dt)_{\max} = Ak/4$; 灌浆活跃期被定义为 $6/k$, 即为粒质量增长至 90% 所需时间。

特定时期小麦茎段的干物质量转运量可定义

为: $\Delta m_{\text{stem}} = m(t_1) - m(t_2)$ ③

其中 $m(t_1)$ 和 $m(t_2)$ 分别为该时期茎段的初始质量和最终质量^[15]。 Δm_{stem} 为正值说明茎段中临时贮存的碳同化物发生了外运, 为负值则表明茎段仍处于碳同化物的载入和积累阶段。

特定叶位叶片对籽粒灌浆的贡献由该叶片遮光处理导致的穗粒质量减小量来表征, 其中穗粒质量减小量为: $\Delta m_{\text{grain}} = m_{\text{CK}} - m_{\text{treated}}$ ④

其中 m_{CK} 和 m_{treated} 分别为对照蘖茎和遮光处理蘖茎的穗粒干质量。

1.3 数据处理

采用 SPSS17 进行显著性差异分析, 用 Sigmaplot 进行作图分析; 采用 Matlab2010a 对灌浆速率模型进行 Logistic 曲线拟合, 拟合算法采用 Trust-Region 算法。对小麦叶片遮光处理后的穗粒质量与对照之间的差异作 2 个独立样本的 t 检验, 置信水平设置为 90%。

2 结果与分析

2.1 小麦灌浆过程及拟合模型

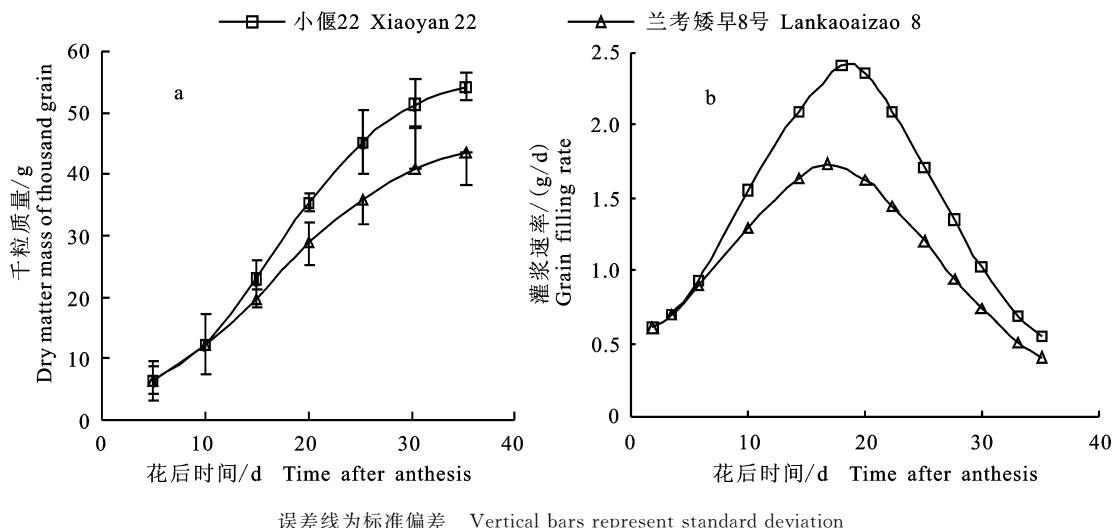
分别对 2 个小麦品种灌浆过程进行 Logistic 拟合和 Richards 拟合, 发现 2 种拟合的优度极为接近, 因此选择了更为常用的 Logistic 模型进行分析。根据 Logistic 拟合结果(图 1), 逆序衰老小麦品种‘兰考矮早 8 号’的千粒质量最大积累量比对照品种‘小偃 22’高出 26.3%, 其最大灌浆速率出现的时间与‘小偃 22’相近, 灌浆活跃期则较‘小偃 22’稍长。从灌浆速率曲线来看, ‘兰考矮早 8 号’的灌浆速率在整个灌浆结实期内均高于‘小偃 22’, 最大灌浆速率出现时的优势最为明显。从图 1-a 的实测点来看, ‘小偃 22’在 35 d 时千粒质量降低, 表明基本进入完熟期, 而‘兰考矮早 8 号’在 35 d 时千粒质量才达到最大值, 表明仍处于蜡熟期, 因此, 实际上‘兰考矮早 8 号’具有更长的灌浆期。

2.2 小麦花后顶二叶干物质量的变化

如图 2 所示, ‘兰考矮早 8 号’的顶二叶干物质量显著($P < 0.05$)高于‘小偃 22’。同一蘖茎上所着不同叶位叶片相比较, ‘小偃 22’和‘兰考矮早 8 号’均有旗叶的干物质量明显高于倒二叶, 而‘兰考矮早 8 号’的旗叶干物质量相对于倒二叶的优势尤为明显。在灌浆前中期‘小偃 22’的旗叶干物质量有 2 个峰值, 分别出现在 15 d 和 25 d, 倒二叶干物质量经历灌浆初期的略降后保持稳

定;25 d 以后‘小偃 22’的旗叶和倒二叶干物质量均逐渐降低,其中旗叶干物质量的下降幅度相对较小;‘兰考矮早 8 号’顶二叶的干物质量积累和载出并不同步,其中旗叶干物质量在灌浆初期略有增加,10 d 达到最大值,以 25 d 为临界点之后出现明显的下降变化;与之相应,‘小偃 22’‘兰考

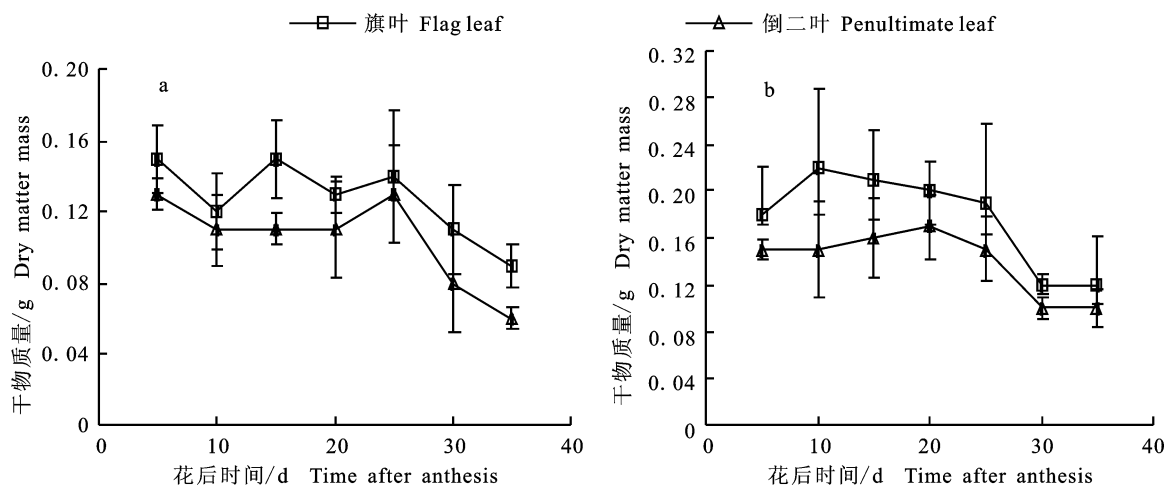
矮早 8 号’的倒二叶干物质量在 25 d 才到达最大值,与旗叶相比滞后了 10 d;20 d 后‘兰考矮早 8 号’倒二叶干物质量的降低比较平缓。叶片干物质量的明显下降表明叶片的营养缺失过快,营养集中向籽粒分配,导致源库失调,同时也预示了光合功能的明显减弱。



误差线为标准偏差 Vertical bars represent standard deviation

图 1 小麦灌浆过程的 Logistic 拟合

Fig. 1 Logistic fitting of wheat grain filling process



a. 小偃 22 Xiaoyan 22; b. 兰考矮早 8 号 Lankaozaizao 8; 误差线为标准偏差 Vertical bars represent standard deviation; 图 3、4 同 The same as fig. 3 and fig. 4

图 2 小麦顶二叶干物质量的变化

Fig. 2 Dry matter mass of top two leaves

2.3 小麦花后顶二叶叶绿素质量分数的变化

如图 3 所示,‘小偃 22’的旗叶和倒二叶的叶绿素质量分数随灌浆过程的变化趋势相似,它们在灌浆初期保持稳定,15 d 后逐渐增大,20 d 达到最大值,之后叶绿素质量分数随叶片的衰老而迅速降低;总体来看,‘小偃 22’在灌浆初期至灌

浆中期(20 d 之前)旗叶的叶绿素质量分数略高于倒二叶,之后二者保持相近。‘兰考矮早 8 号’在灌浆初期旗叶的叶绿素质量分数保持较高水平,且明显高于倒二叶的叶绿素质量分数;20 d 后旗叶和倒二叶的叶绿素质量分数均迅速降低,但二者的相对大小发生逆转,即倒二叶的叶绿素

质量分数高于旗叶。说明‘兰考矮早 8 号’旗叶的衰老早于倒二叶，表现出明显的逆序衰老变化。值得注意的是，虽然在灌浆初期‘兰考矮早 8 号’2 种叶位叶片的叶绿素质量分数与‘小偃 22’相当，但是由于‘兰考矮早 8 号’的旗叶和倒二叶的鲜质量比‘小偃 22’相应叶位叶片分别高出 40% 和 20%，‘兰考矮早 8 号’顶二叶的叶绿素总量明显高于‘小偃 22’。

2.4 小麦花后茎干物质转移量的变化

如图 4 所示。‘小偃 22’和‘兰考矮早 8 号’的倒二节间茎的干物质转运量几乎都大于穗下茎。从转运时间来看，‘小偃 22’在 5~10 d 即出现明显的茎暂时贮存库的碳同化物输出，‘兰考矮早 8 号’的茎暂时贮存库的碳同化物输出出现在 25~30 d，明显晚于‘小偃 22’。

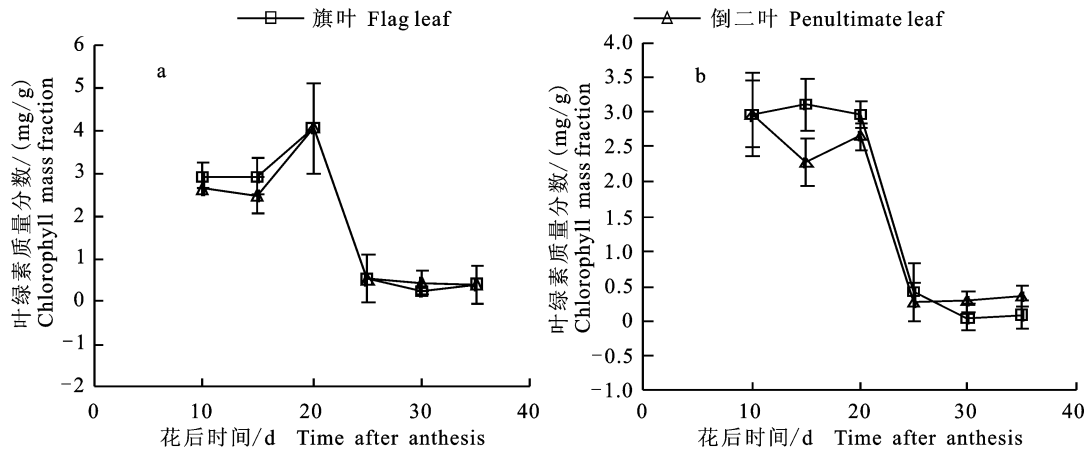


图 3 小麦顶二叶叶绿素质量分数的变化

Fig. 3 Chlorophyll mass fraction of top two leaves

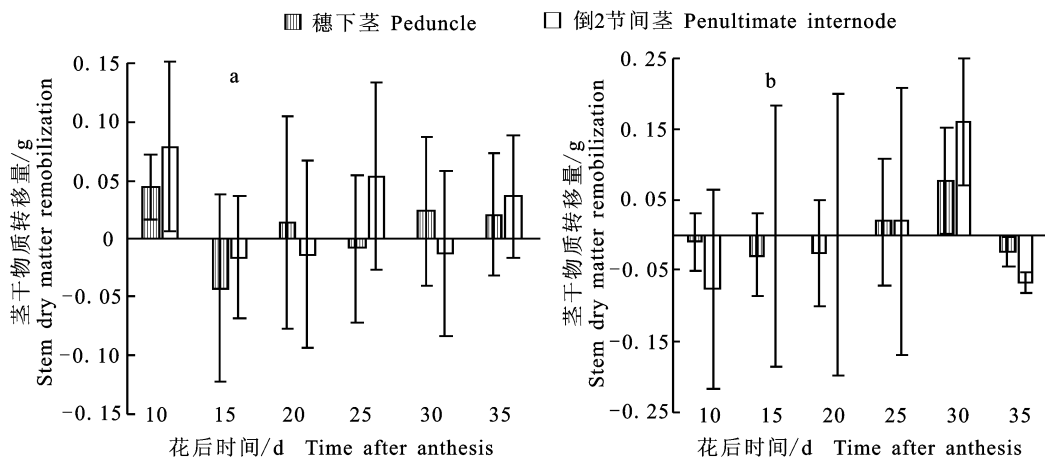


图 4 小麦茎干物质转移量的变化 (误差线为 90% 置信区间)

Fig. 4 Stem dry matter remobilization (Vertical bars represent 90% confidence interval)

2.5 遮光处理对小麦籽粒质量的影响

如图 5 所示，无论是遮光 5 d 还是遮光 10 d，2 个品种均有旗叶遮光的穗粒质量减小量大于倒二叶遮光处理。相对于倒二叶遮光，‘小偃 22’旗叶遮光对穗粒质量减小量的影响尤其明显。在灌浆初期，‘小偃 22’旗叶遮光 5 d 和倒二叶遮光 5 d 对穗粒质量的影响都不大，灌浆中后期影响较明显，其中在 15~20 d 遮光对穗粒质量的影响最为

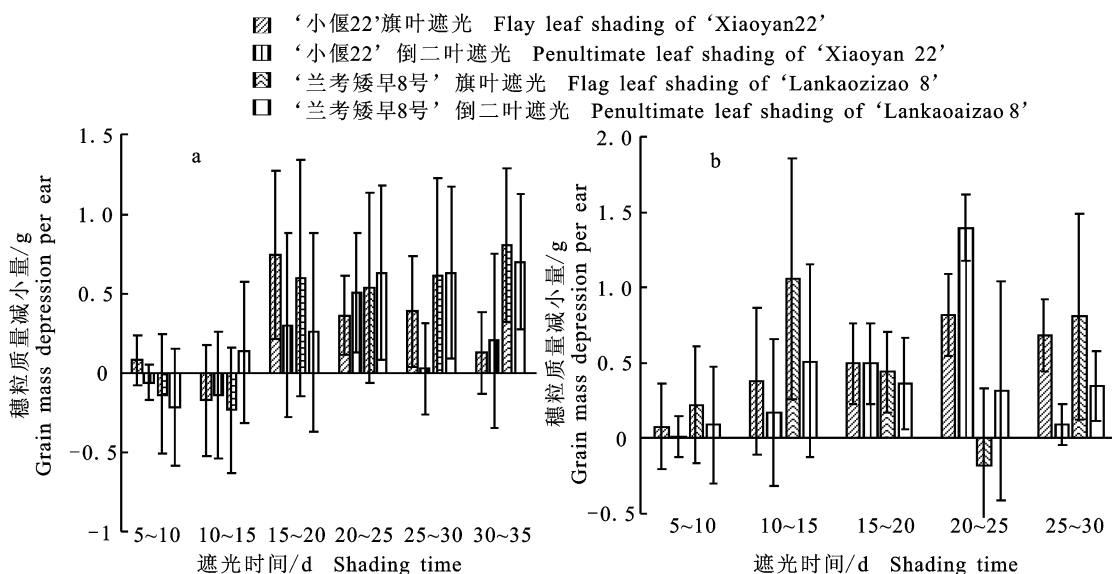
显著；‘小偃 22’顶二叶遮光 10 d 对穗粒质量的影响明显高于 5 d 的遮光处理，20~30 d 遮光导致的穗粒质量减小量达到最大；‘兰考矮早 8 号’穗粒质量受遮光处理的影响明显高于相同处理水平的‘小偃 22’，甚至在 30~35 d 遮光对穗粒质量仍然有较大影响。比较‘兰考矮早 8 号’的 2 种不同遮光处理水平，发现 20 d 时旗叶和倒二叶遮光 10 d 对穗粒质量的影响均大于同时期的遮光

5 d,而灌浆期其他时段遮光 10 d 的影响与灌浆 5 d 相比未见明显差异。尤其值得注意的是,灌浆后期对‘兰考矮早 8 号’的顶二叶进行遮光处理,仍然导致了穗粒质量的减小,说明其顶二叶在该时期仍然具有一定的灌浆能力。

2.6 遮光处理对茎干物质的影响

如图 6 所示,遮光处理对‘小偃 22’与‘兰考矮早 8 号’的茎暂时贮存库活化的影响刚好相反,旗叶和倒二叶遮光 5 d 均推迟了‘小偃 22’的茎

暂时贮存库的载出;而同样的处理却导致了‘兰考矮早 8 号’茎暂时贮存库的碳同化物输出的提前。与‘小偃 22’相比,‘兰考矮早 8 号’的茎暂时贮存库对叶源活性的涨落更为敏感,当叶片光合作用被抑制后,茎暂时贮存库立即被活化成为重要的碳同化物输出源。本研究发现倒二节间茎对籽粒灌浆的贡献大于穗下茎,这与王征宏等的研究结果一致^[15]。



a. 遮光 5 d 5 d shading; b. 遮光 10 d 10 d shading; 误差线为 90%置信区间 Vertical bars represent 90% confidence interval; 图 6 同 The same with fig. 6

图 5 遮光处理对小麦穗粒质量的影响

Fig. 5 Effect of shading of leaf on kernel mass

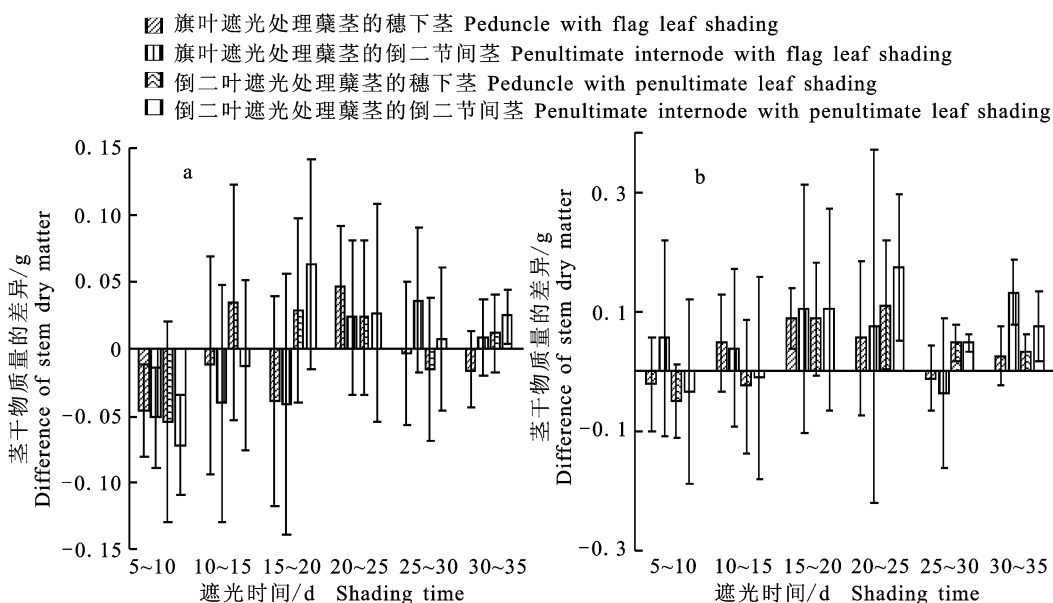


图 6 遮光处理对小麦茎干物质转运的影响

Fig. 6 Effect of shading of leaf on stem dry matter remobilization

2.7 遮光处理对穗粒体积的影响

如表 1 所示, 2 种小麦品种的生育期相近, 最大穗粒体积均出现在 30 d。‘兰考矮早 8 号’的最大穗粒体积比‘小偃 22’高出 41.9%, 表明逆序衰老小麦‘兰考矮早 8 号’具有更大的潜在库容。

无论对‘小偃 22’的旗叶还是倒二叶进行遮光处理, 其最大穗粒体积均显著减小; 对比旗叶遮光和倒二叶遮光对各个时期穗粒体积的影响, 发现‘兰考矮早 8 号’的倒二叶遮光导致穗粒体积的减小程度大于旗叶遮光, 这种影响一直持续到灌浆末期。

表 1 顶二叶遮光 10 d 处理后穗粒体积的变化 ($\bar{x} \pm s_x$)

Table 1 The changes of grain volume per ear after 10 d of shading treatment of top-two leaves cm^3

材料 Materials	处理 Treatments	遮光处理时间/d Treatment time				
		5~15	10~20	15~25	20~30	25~35
小偃 22 Xiaoyan 22	对照 Control	3.226±0.987 b	2.623±0.586 a	2.671±0.270 b	3.254±0.315 c	2.201±0.115 b
	旗叶遮光 Flag leaf shading	2.483±0.105 a	2.305±0.275 a	2.045±0.364 a	2.126±0.301 b	1.488±0.210 a
	倒二叶遮光 Penultimate leaf shading	2.194±0.089 a	2.446±0.424 a	2.093±0.297 a	1.543±0.403 a	2.020±0.141 b
兰考矮早 8 号 Laokaoaizao 8	对照 Control	2.973±0.864 a	4.424±0.450 b	4.647±0.314 b	4.836±0.292 a	2.583±0.297 b
	旗叶遮光 Flag leaf shading	2.312±0.403 a	2.681±1.009 a	4.103±0.324 a	4.827±0.872 a	2.421±0.175 ab
	倒二叶遮光 Penultimate leaf shading	2.866±0.514 a	3.409±0.885 ab	4.041±0.106 a	3.826±0.681 a	1.859±0.553 a

注: 同列中不同小写字母表示 0.05 水平差异显著。

Note: Values within a column followed by a different small letters are significantly different at 0.05 level.

3 结论与讨论

本研究对逆序衰老和对照小麦顶二叶进行套袋遮光处理, 重点关注遮阴对逆序小麦同化物运输分配的影响。结果表明, 遮阴对 2 个小麦品种的籽粒质量、茎干物质的量和穗粒体积均有明显的影响, 但相对而言在灌浆中后期对逆序衰老小麦的影响小些, 说明逆序衰老小麦的适应环境的能力更强些。马亚琴^[16]的遮阴处理是通过搭建透光率 70% 的遮阴棚模拟弱光环境, 主要分析比较了逆序衰老小麦对遮阴适应的生理机制, 其研究表明, 30% 遮阴处理显著降低了顺序和逆序小麦的产量, 减少了旗叶与倒二叶倒置的差异, 逆序衰老小麦具有较强的抗阴性。由于逆序衰老小麦品种指那些逆序衰老比率在 20% 以上的小麦品种, 并非所有蘖茎都出现逆序衰老^[7]。由于无法在灌浆初期将逆序衰老小麦的逆序衰老蘖茎与正常衰老蘖茎作区分, 本研究是田间管理条件下随机取样的研究结果, 由此得出的规律性结论对于指导遗传育种应更具实际价值。

叶片衰老是植物在长期进化过程中形成的发育和自我保护机制, 是在叶位、内生信号以及环境等多种因素作用下由基因控制的程序性死亡过程^[17]。尽管植物衰老机制有糖信号学说、自由基

学说以及营养亏缺学说等多种理论, 但是它们并非非此即彼的关系, 而是植物叶片衰老在不同层面上的体现^[18-19]。

本研究发现, 正常衰老小麦的顶二叶在功能下降前都有一个干物质质量增加的过程, 说明正常衰老小麦从叶源至籽粒库的碳同化物运输受阻, 叶片中碳同化物积累导致叶片衰老程序的启动, 这与叶片衰老的糖信号学说相一致^[20]; 而逆序衰老小麦品种未见明显的干物质质量增加, 其原因可能是逆序衰老小麦具有更为通畅的碳同化物运输流。对比逆序衰老小麦的旗叶和倒二叶的遮光处理对穗粒质量、碳同化物转运的影响, 未发现倒二叶灌浆活性超过旗叶的情况, 然而对穗粒体积的分析发现, 逆序衰老小麦籽粒库库容对倒二叶的源活性有积极响应, 这可能是逆序衰老小麦维持其倒二叶的活力, 从而具有独特衰老模式的重要原因之一。总之, 顶二叶具有较高的光合活性、籽粒库具有较大库容以及对茎暂时贮存库活化的严谨调控, 是逆序衰老小麦具有较高籽粒灌浆活性以及较长灌浆活跃期的重要原因。

参考文献 Reference:

- [1] REYNOLDS M P, BRAUN H J, PIETRAGALLA J, *et al.* Challenges to international wheat breeding [J]. *Euphytica*,

- 2007,157(3):281-285.
- [2] 张嵩午,王长发.小麦叶片的非顺序衰老[J].自然科学进展,2009,19(7):711-717.
ZHANG S W,WANG CH F. Non-sequential senescence of wheat leaves [J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(7):711-717.
- [3] 张嵩午.小麦的冷温状态和逆向衰老[J].中国科学基金,2011,25(3):148-153.
ZHANG S W. Low temperature state and inverse leaf aging of wheat[J]. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2011,25(3):148-153.
- [4] 肖凯,王殿武,张荣铤,等.小麦叶片衰老生理变化的研究[J].麦类作物学报,1994(1):46-48.
XIAO K,WANG D W,ZHANG R X, *et al.* Physiological changes in leaf senescence of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*,1994(1):46-48.
- [5] 张嵩午,王长发.小麦潜在库容研究[J].西北农业学报,1999,8(2):16-19.
ZHANG S W,WANG CH F. Study on wheat latent storage capacity[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 1999,8(2):16-19.
- [6] 姚有华,王长发,张嵩午.叶色倒置小麦的一些生物学特征研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2010,38(3):95-100.
YAO Y H,WANG CH F,ZHANG S W. Some biological characteristics of the leaf-color inversion wheat[J]. *Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)*, 2010,38(3):95-100.
- [7] 严菊芳,张嵩午.叶片逆向衰老小麦及其生物学特性[J].华北农学报,2012,27(S1):187-192.
YAN J F,ZHANG S W. Inverted senescing sequence of wheat leaves and its biological characters[J]. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 2012,27(S1):187-192.
- [8] 白月梅,胡景江,苗芳,等.小麦叶片逆向衰老中叶绿素及荧光参数的变化[J].西北农业学报,2013,22(7):95-99.
BAI Y M,HU J J,MIAO F, *et al.* Parameters during inverted senescing process of wheat leaves[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2013,22(7):95-99.
- [9] 冯帆,王长发,李志超,等.不同逆序衰老率小麦干物质积累特性的探索研究[J].麦类作物学报,2014,34(11):1522-1528.
FENG F,WANG CH F,LI ZH CH, *et al.* Statistical analysis on the difference of dry matter accumulation between two kinds of reverse aging rate wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2014,34(11):1522-1528.
- [10] 苗芳,白龙,吕淑芳,等.过度剪叶对小麦功能叶片同化产物积累及转运的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2009,37(5):89-93.
MIAO F,BAI L,LÜ SH F, *et al.* Effect of excessive ear removal on functional leaf assimilation and transport in wheat[J]. *Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)*, 2009,37(5):89-93.
- [11] 李春玲,马亚琴,杨霞,等.剪穗处理下小麦叶片逆向衰老的生理表现[J].西北农业学报,2013,22(6):31-35.
LI CH L,MA Y Q,YANG X, *et al.* Physiological performance of leaf-inverted senescence in ear-partial-removed wheat[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2013,22(6):31-35.
- [12] 刘霞,穆春华,尹燕桦,等.花后高温、弱光及其双重胁迫对小麦籽粒内源激素质量分数与增重进程的影响[J].作物学报,2007,33(4):677-681.
LIU X,MU CH H,YIN Y P, *et al.* Effect of high temperature and shading stress after anthesis on endogenous hormone contents and filling process in wheat grain[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007,33(4):677-681.
- [13] 高俊凤.植物生理学实验技术[M].北京:高等教育出版社,2000:74-77.
GAO J F. *The Experimental Technology of Plant Physiology*[M]. Beijing:Higher Education Press,2000:74-77.
- [14] 薛香,吴玉娥,陈荣江,等.小麦籽粒灌浆过程的不同数学模型模拟比较[J].麦类作物学报,2006,26(6):169-171.
XUE X,WU Y E,CHEN R J, *et al.* Comparison of different mathematical equations for simulating the grain filling process of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(6):169-171.
- [15] 王征宏,邓西平,刘立生,等.干旱对不同抗旱性冬小麦旗叶光合及主茎干物质转运的影响[J].干旱地区农业研究,2009,27(5):166-172.
WANG ZH H,DENG X P,LIU L SH, *et al.* Effects of drought on photosynthesis of flag leaf and dry matter remobilization of main stem in different varieties of winter wheat[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2009, 27(5):166-172.
- [16] 马亚琴.遮阴处理对冬小麦顺序和非顺序衰老的影响及形成机理[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2015
MA Y Q. Effects of shading on sequential and non-sequential pattern of senescence and formation mechanism in winter wheat[D]. Yangling Shaanxi:Northwest A&F University,2015.
- [17] LIM P O,KIM H J,NAM H G. Leaf senescence[J]. *Annual Review of Plant Biology*,2007,58(1):115-136.
- [18] GREGERSEN P L,HOLM P B,KRUPINSKA K. Leaf senescence and nutrient remobilisation in barley and wheat[J]. *Plant Biology*,2008,10:37-49.
- [19] XIE Q,MAYES S,SPARKES D L. Early anthesis and delayed but fast leaf senescence contribute to individual grain dry matter and water accumulation in wheat[J]. *Field Crops Research*, 2016,187:24-34.
- [20] KIM H J,LIM P O,NAM H G. Molecular regulation of leaf senescence in annual plant reviews [J]. *Senescence Processes in Plants*, 2007,26:231-255.

Effects of Leaf-shading on Grain Filling Properties of Inverse Leaf Aging Sequence Wheat

XING Jianjun¹, TANG Maoyue¹, DU Guangyuan²,
TANG Yan², WANG Changfa³ and WANG Ziqing²

(1. College of Sciences, Northwest A&F University, Yangling Shaanxi 712100, China;

2. College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling Shaanxi 712100, China;

3. College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling Shaanxi 712100, China)

Abstract Inverse leaf aging sequence (ILAS) wheat has a certain proportion of tillers of which flag leaf senesced earlier than penultimate leaf in late grain filling stage. An ILAS wheat cultivar ‘Lankaoaizao 8’ and a normal aging sequence wheat cultivar ‘Xiaoyan 22’ were used as materials to investigate contributions of different leaves to grain filling, source-sink relations by shading the flag leaf or the penultimate leaf of wheat with a black handmade bag at different post-anthesis stages. The result was shown that ‘Lankao ai zao 8’ has a comparatively large thousand-grain mass, maximum grain volume per panicle, a long filling period and a relatively high filling rate. Dry matter mass of top two leaves of ‘Xiaoyan 22’ changed coherently, while for ‘Lankaoaizao 8’, the flag leaf reaching its maximum dry matter mass was 10 d earlier than its penultimate leaf. Shading treatment regulated the phenology of two cultivars differently. Leaf shading delayed the remobilization of stem dry matter in ‘Xiaoyan 22’. In contrast, the remobilization of stem dry matter was early motivated in ‘Lankaoaizao 8’ treated with leaf shading. Maximum grain volume per ear of ‘Xiaoyan 22’ was reduced significantly by the flag leaf shading. The penultimate leaf shading caused more decrease of grain volume in ‘Lankaoaizao 8’ than flag leaf shading. It was concluded that ILAS wheat had a high adaptability to shading treatment. A continuous transport of carbon assimilation and a large grain storage capacity, which lead to the biological basis for high grain-filling activity and long grain-filling stage in ILAS wheat.

Key words Wheat ; Inverse leaf aging sequence; Grainfilling; Source-sink relations

Received 2016-11-18 **Returned** 2016-12-14

Foundation item National Natural Science Foundation of China (No. 31201122); Basic Scientific Research Funds of Northwest A&F University about Special Funds Science and Technology Innovation General Projects (No. 2452015070, No. 2452015078).

First author XING Jianjun, male, master student. Research area: plant water and assimilate transportation dynamics mechanism research. E-mail: jianjunxing@aliyun.com

Corresponding author TANG Yan, female, Ph. D, lecturer. Research area: wheat physiology. E-mail: tangyanyan1155@163.com

(责任编辑: 成 敏 **Responsible editor: CHENG Min**)