

网络出版时间:2016-06-08 16:21

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2016.07.012

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160608.1621.024.html>

遮荫条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶 叶绿素荧光特性

马亚琴,石华荣,王 彬,李春玲,苗 芳,刘党校

(西北农林科技大学 生命科学学院,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 **【目的】**研究遮荫条件下非顺序衰老小麦旗叶和倒二叶叶绿素荧光特性的变化规律,揭示遮荫条件对小麦叶片非顺序衰老的影响。**【方法】**以非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 和顺序衰老小麦陕 229 为材料,分别采用 CCM-200 手持式叶绿素仪和 FMS-2 型脉冲调制式荧光仪测定了遮荫和自然天气条件下小麦花后旗叶和倒二叶叶绿素含量及叶绿素荧光参数。**【结果】**无论在遮荫还是自然天气条件下,扬花至成熟期非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8、豫麦 19 及顺序衰老小麦陕 229 旗叶和倒二叶叶绿素含量、PSⅡ实际光化学效率($\Phi_{PSⅡ}$)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_0)均呈下降趋势,而热耗散量子比率(F_0/F_m)呈上升趋势,在花后 30 d 非顺序衰老小麦和顺序衰老小麦的衰老现象差异显著。在自然天气条件下,花后 30 d 非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的叶绿素含量、PSⅡ实际光化学效率($\Phi_{PSⅡ}$)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_0)分别比倒二叶低 36.67%,29.91%和 59.25%;34.87%,26.39%和 22.15%;11.54%,13.54%和 12.54%;23.05%,29.00%和 17.14%,而热耗散量子比率(F_0/F_m)旗叶分别比倒二叶高 24.34%,25.54%和 17.11%。在遮荫条件下,花后 30 d 非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的叶绿素含量、PSⅡ实际光化学效率($\Phi_{PSⅡ}$)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_0)分别比倒二叶低 20.04%,16.29%和 21.66%;14.48%,17.26%和 16.03%;8.64%,9.40%和 10.63%;11.89%,19.91%和 11.94%,而热耗散量子比率(F_0/F_m)旗叶分别比倒二叶高 16.08%,17.10%和 17.48%。顺序衰老小麦陕 229 旗叶和倒二叶的表现正好与非顺序衰老小麦相反。**【结论】**遮荫条件明显延缓了叶片衰老,推迟了叶片非顺序和顺序衰老现象的发生,但不能改变叶片的衰老顺序。

【关键词】 小麦;遮荫;非顺序衰老;叶绿素;荧光参数

【中图分类号】 S512.1

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2016)07-0078-08

Chlorophyll fluorescence characteristics of top two leaves of non-sequential senescence wheat under shade

MA Yaqin, SHI Huarong, WANG Bin, LI Chunling, MIAO Fang, LIU Dangxiao

(College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: **【Objective】** Chlorophyll fluorescence characteristics of flag leaf and the second leaf were measured after flowering under shade and natural conditions were investigated to reveal the effect of shade condition on non-sequential senescence of wheat leaf. **【Method】** The chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of flag leaf and the second leaf in sequential senescence wheat Shaan 229 and non-sequential senescence wheat varieties Wenmai 19, Lankaoaizao 8 and Yumai 19 were measured in field using chlorophyll measuring system in hand and FMS-2 chlorophyll fluorescence meter after flowering under

【收稿日期】 2014-12-10

【基金项目】 国家自然科学基金项目“叶片逆向衰老小麦生态变异特征及其形成机理”(31170366)

【作者简介】 马亚琴(1990—),女,陕西榆林人,在读硕士,主要从事植物逆境生理研究。E-mail: mayaqinamy@163.com

【通信作者】 苗 芳(1965—),女,陕西蒲城人,教授,博士生导师,主要从事植物解剖学与作物逆境生理学研究。

E-mail: miaofangmf@163.com

shade and natural conditions. 【Result】 Chlorophyll content, $\Phi PS II$, Fv/Fm and $Fv/F0$ of flag leaf and the second leaf of tested wheat varieties from flowering to mature were in decreasing trend, while $F0/Fm$ increased gradually under both shade and natural conditions. The difference between sequential senescence and non-sequential senescence varieties was significant 30 d after flowering. Under natural condition, chlorophyll content, $\Phi PS II$, Fv/Fm , and $Fv/F0$ of flag leaf for non-sequential senescence wheat varieties Wenmai 19, Lankaoaizao 8 and Yumai 19 30 d after flowering were 36.67%, 29.91% and 59.25%; 34.87%, 26.39% and 22.15%; 11.54%, 13.54% and 12.54%; 23.05%, 29.00% and 17.14% lower than those of the second leaf. $F0/Fm$ of flag values of flag leaf of these varieties were 24.34%, 25.54% and 17.11% higher than those of the second leaf. Under shade condition, chlorophyll content, $\Phi PS II$, Fv/Fm , and $Fv/F0$ of flag leaf for non-sequential senescence wheat varieties Wenmai 19, Lankaoaizao 8 and Yumai 19 were 20.04%, 16.29% and 21.66%; 14.48%, 17.26% and 16.03%; 8.64%, 9.40% and 10.63%; 11.89%, 19.91% and 11.94% lower than those of the second leaf. $F0/Fm$ values of flag leaf were 16.08%, 17.10% and 17.48% higher than those of the second leaf. The performance of flag leaf and the second leaf in sequential senescence wheat Shaan 229 and non-sequential senescence wheat is just the opposite. 【Conclusion】 Shade condition delayed leaf senescence, sequential senescence and non-sequential senescence, but could not change the order of leaf senescence.

Key words: wheat; shade; non-sequential senescence; chlorophyll; chlorophyll fluorescence

黄淮冬麦区是我国冬小麦主产区之一,在小麦生育后期常遭遇高温、干旱、阴雨、寡照等不良气候条件,造成小麦产量降低。光照强度对小麦生长发育、籽粒产量和品质的影响已引起越来越多研究者的关注。人们通过遮荫模拟阴雨寡照天气分析了弱光对小麦叶片和籽粒生理特性的影响,研究表明遮荫降低了小麦旗叶净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、可溶性蛋白和可溶性总糖含量、干物质积累量、旗叶蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性,而提高了叶绿素含量、最大光化学效率(Fv/Fm)、光系统 II 的初始荧光强度($F0$)和叶片氮素转运率^[1-6]。

在农作物中,小麦、水稻、大麦、谷子等叶片的衰老形式是典型的顺序衰老类型,也就是不同叶位的叶片处于不同的发育阶段,在顶部新叶刚发育形成时,底部的老叶已趋于死亡,叶片按照发育的先后次序从下向上依次衰老。在叶片的顺序衰老过程中,涉及物质的分解、转运和再利用^[7-8],其不仅受到生育期、激素水平、光合性能、碳水化合物含量、活性氧代谢等的调节^[9-13],而且受到基因表达水平的调控^[14-17]。

在小麦、水稻中也发现了叶片非顺序衰老现象,即旗叶先于倒二叶衰老的现象^[18-22]。对水稻的研究表明,在籽粒形成早期,旗叶保持较高的代谢活性,而在籽粒充实后期旗叶的衰老快于倒二叶,倒二叶保持较高的代谢活性^[19];叶片发生非顺序衰老时,旗叶对籽粒质量的影响大于倒二叶^[18]。对小麦的

研究表明,在籽粒充实后期,有些小麦品种旗叶的衰老早于倒二叶,旗叶的叶绿素含量、净光合速率、抗氧化保护酶活性等明显低于倒二叶,倒二叶在旗叶衰老之后仍能维持一段生理功能,这种衰老方式有利于籽粒的后期灌浆,从而提高千粒质量^[20-22]。

目前,关于小麦叶片非顺序衰老对气象逆境的反应尚未见报道。本研究拟通过遮荫处理模拟阴雨寡照天气,并以自然天气条件为对照,研究叶片非顺序衰老小麦和顺序衰老小麦顶二叶叶绿素荧光参数的变化,揭示 2 种衰老类型小麦顶二叶对弱光环境的不同反应,为今后进一步研究小麦叶片非顺序衰老的形成机理和生态变异特征提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 田间种植规格和生态条件

田间试验于 2011 年 10 月—2012 年 6 月在西北农林科技大学节水农业灌溉试验站进行。试验选用 4 个小麦品种:陕 229,作为对照品种,叶片按顺序衰老;另有 3 个叶片非顺序衰老品种,包括温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19。于 2011-10-11 开沟点播,每个小麦材料种植 10 行,3 个重复,随机区组排列。每小区行长 1.3 m,行距 0.23 m,株距 0.03 m。小麦播种前按尿素 150 kg/hm²、磷酸二氢铵 225 kg/hm²、磷酸二氢钾 30 kg/hm² 的标准施底肥。冬灌 1 次,并追施尿素 75 kg/hm²。2 个田间生态条件:自然天气条件和遮荫条件。自然天气条件同一

般田间管理,遮荫条件种植规格和抽穗前田间管理与自然天气条件一致,只是在小麦抽穗后用黑色尼龙网搭建遮荫棚,持续遮荫直至成熟(4月中旬—6月中旬),遮荫网距地面 1.73 m,棚内光强为棚外自然光强的 50%。

1.2 采样与测定方法

在小麦扬花期选择同一天开花的植株挂牌标记,每小区挂牌 100 株。分别于扬花后 6,12,18,24,30 d 测定旗叶和倒二叶的叶绿素含量和荧光参数。叶绿素含量采用美国 CCM-200 手持式叶绿素仪在田间测定,每个小区测定 5 株,每个品种共测定 15 株。叶绿素荧光参数采用英国 Hansatech 公司生产的 FMS-2 型脉冲调制式荧光仪,于晴天 09:00—11:30 进行田间活体无损测定,测定时选取同一天开花、生长一致且受光方向相同的植株,在光下夹上叶夹,正对太阳光 10 min 后测定叶片的实际

光化学效率 $\Phi PS II$ 。叶片暗适应 20 min 后测定固定荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和可变速荧光(F_v/F_0)。每小区测定 5 株,每个品种共测定 15 株。通过计算获得 PS II 最大光能转换效率 F_v/F_m , $F_v = F_m - F_0$ ^[23-24],热耗散量子比率 F_0/F_m 。

1.3 数据处理

采用软件 Excel 2007 进行试验数据与图表处理,测定结果用“平均值±标准误”表示。采用 SPSS 18.0 对测定结果进行统计学检验,用单因素方差分析和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异,差异显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 遮荫条件下小麦叶片叶绿素含量的变化

遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶叶绿素含量的变化见图 1。

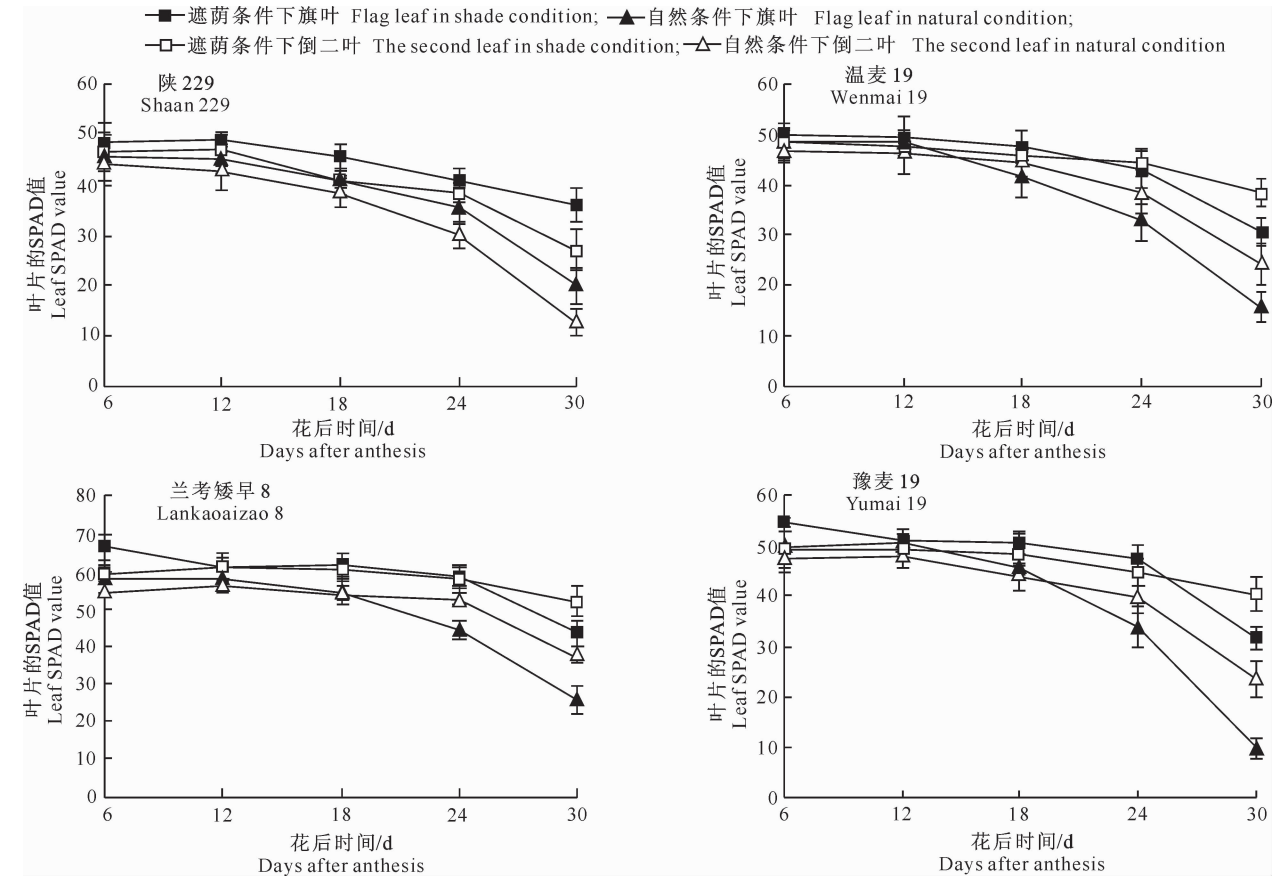


图 1 遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶叶绿素含量的变化

Fig. 1 Changes in chlorophyll content of flag leaf and the second leaf of wheat under shade condition

由图 1 可以看出,无论在遮荫条件下还是自然天气条件下,随着花后时间的推移,各参试小麦品种旗叶和倒二叶的叶绿素含量均呈下降趋势,而且同一叶位相比,遮荫条件下叶片的叶绿素含量大于自然天气条件下,在花后 24 d 以后表现更加明显。在

自然天气条件下,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶和倒二叶的叶绿素含量在花后 18 d 以内差异不显著,但花后 18 d 以后,倒二叶的叶绿素含量逐渐高于旗叶;在花后 24 d 以后差异达显著水平,叶色呈现旗叶黄、倒二叶绿的非顺序

衰老状态;在花后 30 d,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的叶绿素含量分别比倒二叶低 36.67%,29.91%和 59.25%;对照顺序衰老小麦陕 229 旗叶的叶绿素含量始终高于倒二叶,在花后 30 d 差异显著,旗叶叶绿素含量比倒二叶高 58.35%。在遮荫条件下,叶片非顺序衰老现象出现较晚,在花后 24 d 以后才开始出现,花后 30 d 差异显著,花后 30 d 温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的叶绿素含量分别比倒二叶低 20.04%,16.29%和 21.66%,而陕

229 旗叶叶绿素含量比倒二叶高 32.89%。这说明在遮荫条件下,小麦叶片叶绿素含量下降缓慢,可明显延缓叶片衰老和推迟非顺序衰老现象的发生。

2.2 遮荫条件下小麦叶片 PSⅡ 实际光化学效率的变化

实际光化学效率($\Phi\text{PSⅡ}$)反映的是 PSⅡ 反应中心在部分关闭情况下的实际光能捕获效率。遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶 PSⅡ 实际光化学效率($\Phi\text{PSⅡ}$)的变化见图 2。

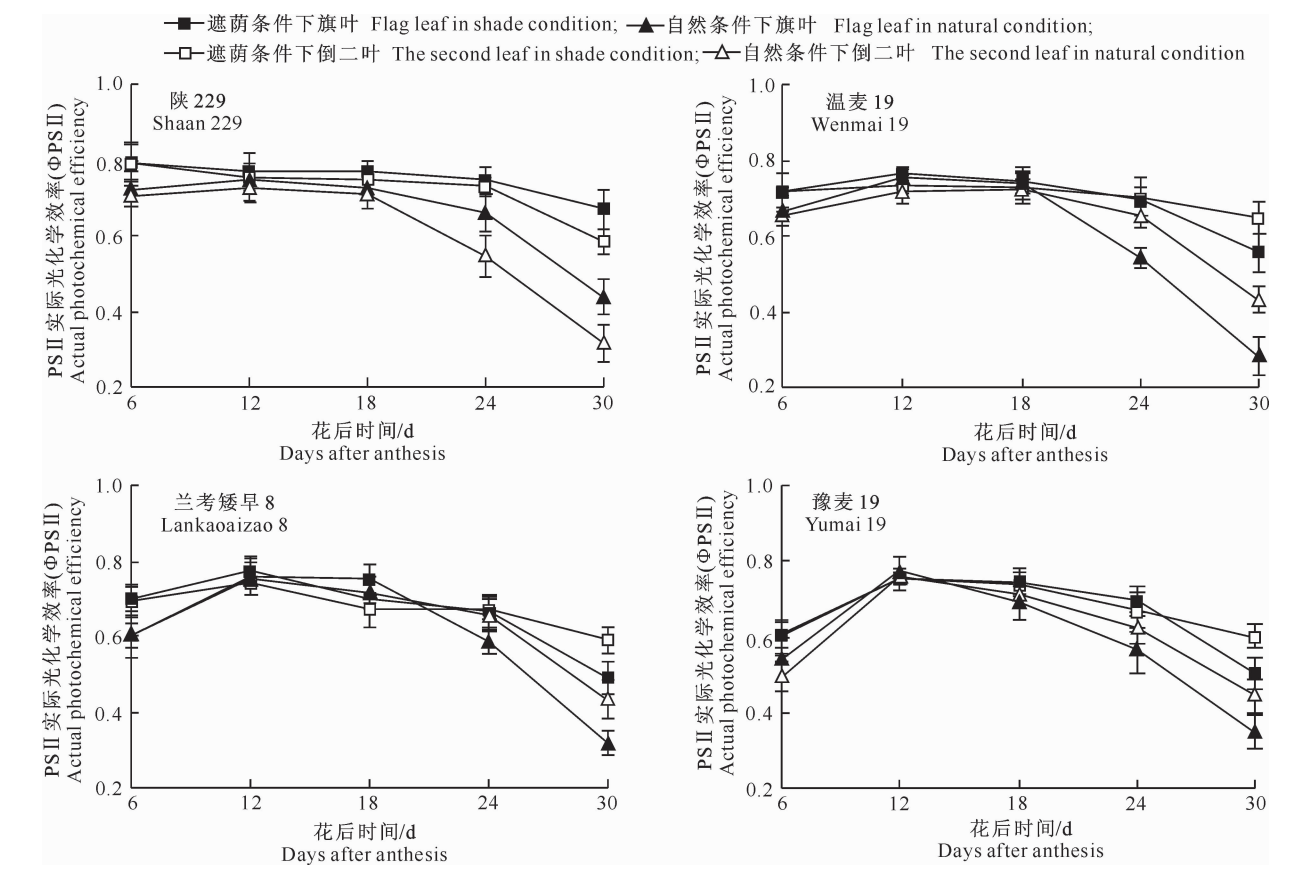


图 2 遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶 PSⅡ 实际光化学效率($\Phi\text{PSⅡ}$)的变化

Fig. 2 Changes in actual photochemical efficiency of flag leaf and the second leaf of wheat under shade condition

从图 2 可以看出,在自然天气条件下,花后 6~18 d 各参试小麦品种旗叶和倒二叶 $\Phi\text{PSⅡ}$ 差异不显著,18 d 以后二者差异越来越明显,顺序衰老小麦陕 229 旗叶的 $\Phi\text{PSⅡ}$ 明显高于倒二叶,非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 $\Phi\text{PSⅡ}$ 逐渐低于倒二叶;在花后 30 d,这 2 种不同的衰老方式差异达显著水平,陕 229 旗叶 $\Phi\text{PSⅡ}$ 比倒二叶高 39.12%,而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 $\Phi\text{PSⅡ}$ 分别比倒二叶低 34.87%,26.39%和 22.15%。在遮荫条件下,叶片衰老较晚,在花后 30 d 才出现顺序和非顺序衰老现象,其中花后 30 d 陕 229 旗叶 $\Phi\text{PSⅡ}$ 比倒二叶高 14.70%,温麦 19、兰考

矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 $\Phi\text{PSⅡ}$ 分别比倒二叶低 14.48%,17.26%和 16.03%。与自然天气条件相比,遮荫条件下小麦叶片的 $\Phi\text{PSⅡ}$ 下降缓慢,在生育后期明显较高。

2.3 遮荫条件下小麦叶片 PSⅡ 最大光化学效率的变化

在荧光诱导动力学参数中,经暗适应叶片的可变荧光(F_v)与最大荧光(F_m)比值 F_v/F_m 可代表光系统Ⅱ(PSⅡ)光化学的最大效率,其大小反映了 PSⅡ 反应中心原初光能的转化效率。从图 3 可以看出,在自然天气条件下,花后 30 d 旗叶和倒二叶的 F_v/F_m 差异显著,陕 229 旗叶 F_v/F_m 比倒二叶

高 16.67%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 Fv/Fm 分别比倒二叶低 11.54%，13.54% 和 12.54%。与自然天气条件相比，遮荫条件下小麦叶片的旗叶和倒二叶 Fv/Fm 变化相对缓慢，花后 30

d 陕 229 旗叶 Fv/Fm 比倒二叶高 9.43%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 Fv/Fm 分别比倒二叶低 8.64%，9.40% 和 10.63%。

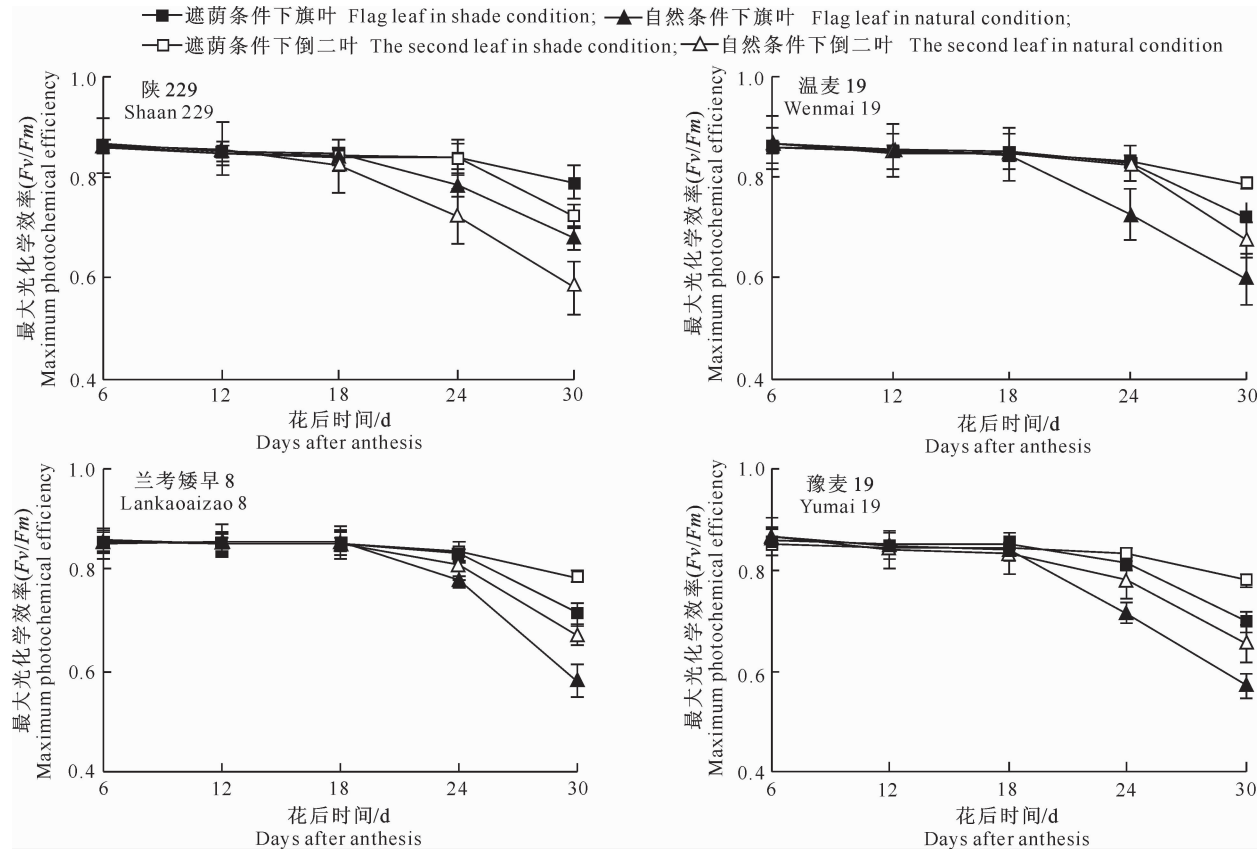


图 3 遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶最大光化学效率(Fv/Fm)的变化

Fig. 3 Changes in maximum photochemical efficiency of flag leaf and the second leaf of wheat under shade condition

2.4 遮荫条件下小麦叶片 PSⅡ 潜在活性的变化

固定荧光 F_0 代表不参与 PSⅡ 光化学反应的光能辐射部分，是 PSⅡ 反应中心完全开放时的荧光产量，其值大小与叶片中叶绿素的含量有关。可变荧光产量 F_v 代表可参与 PSⅡ 光化学反应的光能辐射部分，反映了 PSⅡ 原初电子受体 QA 的还原情况。 F_v/F_0 表示 PSⅡ 的潜在活性。从图 4 可以看出，自然天气条件下，花后 30 d 陕 229 旗叶 F_v/F_0 比倒二叶的高 44.90%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 F_v/F_0 分别比倒二叶的低 23.05%，29.00% 和 17.14%。在遮荫条件下，陕 229 旗叶 F_v/F_0 比倒二叶的高 16.19%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 F_v/F_0 分别比倒二叶的低 11.89%，19.91% 和 11.94%。结果表明，顺序和非顺序衰老小麦旗叶和倒二叶的 F_v/F_0 表现明显不同。

2.5 遮荫条件下小麦叶片热耗散量子比率的变化

固定荧光 F_0 与最大荧光 F_m 的比值即为叶片

热耗散量子比率，随着叶片衰老的加剧， F_0/F_m 值越大。从图 5 可以看出，小麦叶片花后 F_0/F_m 值均呈上升趋势，与自然天气条件相比，遮荫条件下叶片的 F_0/F_m 值上升较缓慢，花后 30 d 旗叶和倒二叶 F_0/F_m 值差异显著。自然天气条件下，陕 229 旗叶的 F_0/F_m 比倒二叶低 12.50%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 F_0/F_m 分别比倒二叶高 24.34%，25.54% 和 17.11%。遮荫条件下，花后 30 d 陕 229 旗叶 F_0/F_m 比倒二叶低 11.62%，而温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 F_0/F_m 分别比倒二叶高 16.08%，17.10% 和 17.48%。试验结果表明，无论在自然天气条件下还是遮荫条件下，顺序衰老小麦旗叶的衰老晚于倒二叶，旗叶吸收的光能用于热耗散的比率较少，用于光合作用的比率高，而非顺序衰老小麦旗叶的衰老早于倒二叶，旗叶吸收的光能用于热耗散的比率高于倒二叶。

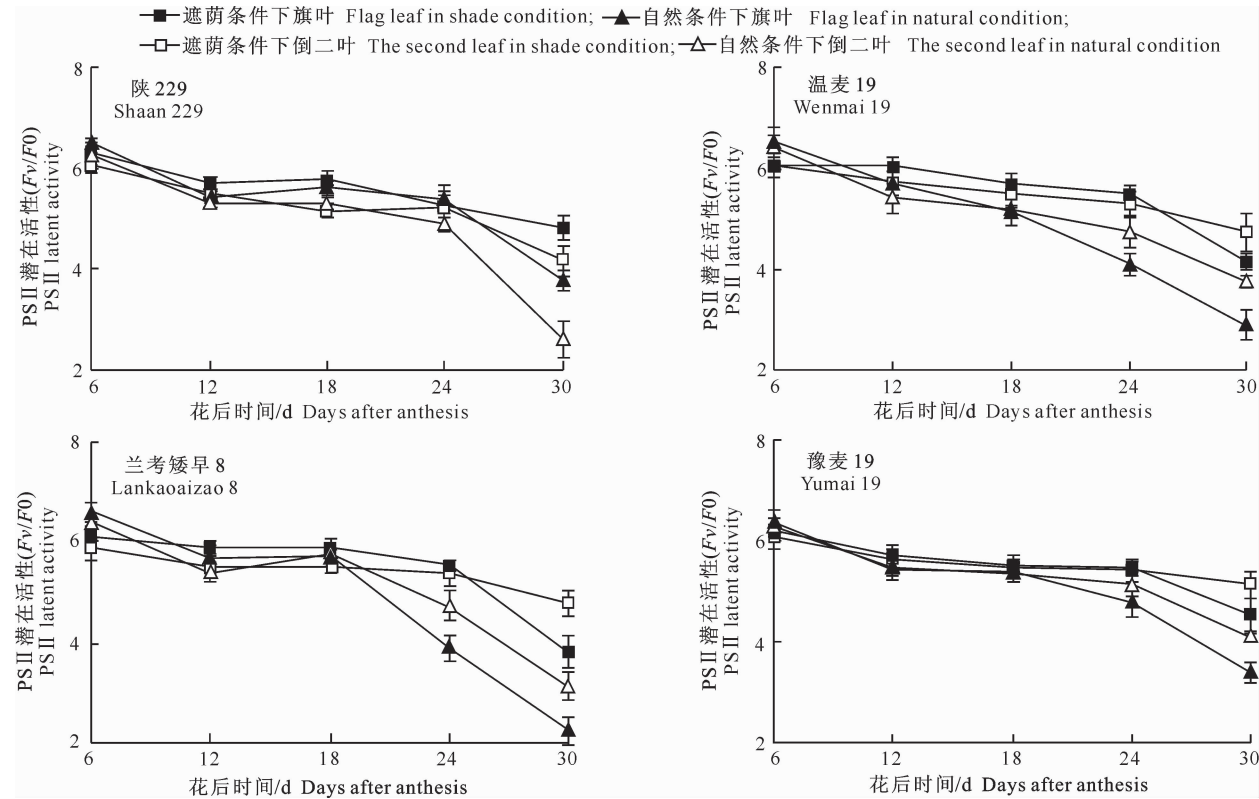


图 4 遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶 PS II 潜在活性 (F_v/F_0) 的变化

Fig. 4 Changes in PS II latent activity of flag leaf and the second leaf of wheat under shade condition

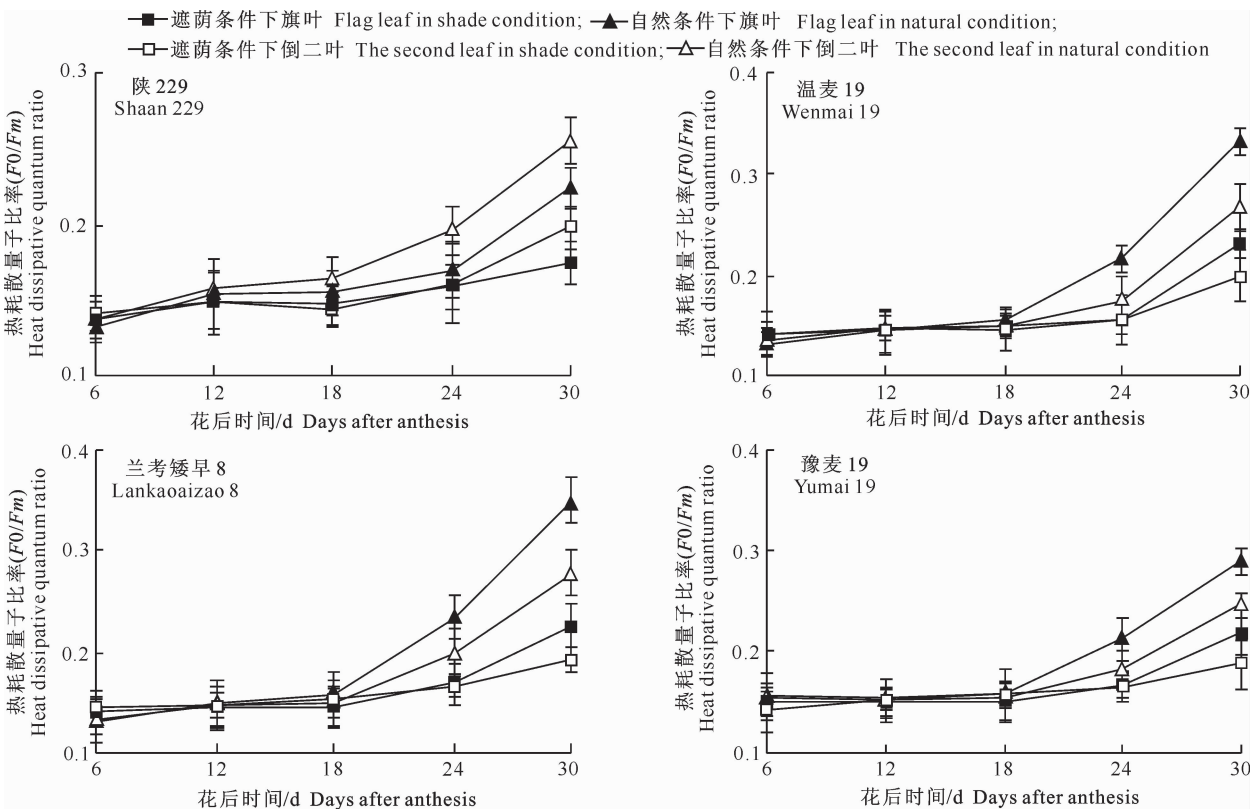


图 5 遮荫条件下小麦旗叶和倒二叶热耗散量子比率 (F_0/F_m) 的变化

Fig. 5 Changes in heat dissipative quantum ratio of flag leaf and the second leaf of wheat under shade condition

3 讨 论

3.1 小麦叶片的非顺序衰老

有些水稻品种在生长发育后期也表现出叶片非顺序衰老现象,旗叶的衰老早于倒二叶,旗叶的叶绿素和蛋白质含量、过氧化氢酶和碱性焦磷酸酶活性均低于倒二叶^[18]。张嵩午等^[20-22]在研究不同温度型小麦时发现,在冷型和冷尾型小麦中,有些小麦品种旗叶的衰老快于倒二叶,植株叶色呈现出上黄下绿的状态,与此现象相伴随的是旗叶的叶绿素含量、绿叶面积、净光合速率均低于倒二叶。本研究结果表明,无论在自然天气条件下还是遮荫条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的衰老均早于倒二叶,在花后 30 d,旗叶的 PS II 实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)均低于倒二叶,而旗叶的热耗散量子比率(F_0/F_m)高于倒二叶,与对照顺序衰老小麦陕 229 相较可以看出,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 顶部叶片的衰老也属于非顺序衰老。

水稻叶片的非顺序衰老是由于生育后期旗叶脱落酸含量迅速增加,磷元素从旗叶快速转运至籽粒中引起的^[19,25]。小麦叶片的非顺序衰老有利于籽粒的充实,能明显提高粒质量^[20-22]。因此可以推测,叶片的非顺序衰老可能与结实后期旗叶中同化产物大量向籽粒运输、引起旗叶营养匮乏有关,这还有待于进一步验证。本研究结果表明,无论在自然天气条件下还是遮荫环境中,小麦叶片的非顺序衰老均有发生,只是发生的时间早晚不同,因此小麦叶片的非顺序衰老具有遗传稳定性,它和叶片顺序衰老一样,受到某种基因表达水平的调控。

3.2 遮荫对叶片叶绿素含量及荧光参数的影响

遮荫对叶片叶绿素含量的影响有不同的研究报道,有些研究表明,遮荫会引起叶片叶绿素含量增加^[2-4,26-30],但有些研究认为,遮荫可引起叶片叶绿素含量降低^[3,31-32]。本研究结果表明,遮荫使叶片叶绿素含量增加,而且明显延缓叶片的衰老,推迟叶片非顺序衰老的发生。遮荫对叶片叶绿素含量的影响研究结果不一致的原因可能是:①光照强度不同。虽然都是遮荫处理,但遮荫程度不同。据研究报道,遮荫 25% 和 50% 引起叶片叶绿素含量增加,而遮荫 90% 会使叶片叶绿素含量下降^[3]。②遮荫处理时期不同。遮荫处理有的在苗期、有的在拔节期、还有的在灌浆结实期,作物不同时期对光照强度的敏感度不同,因此反应也会不同。③作物种类或基因

型不同。作物种类不同或者同一作物基因型不同对光照强度的反应就不同,如耐阴作物和不耐阴作物对光照强度具有不同的反应。

遮荫对叶片叶绿素荧光参数的影响也有不同的研究结果,有的研究表明遮荫降低了叶片 PS II 实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)^[1,27,29,31]和最大光化学效率(F_v/F_m)^[26,29,31],有的研究则支持遮荫提高了叶片 PS II 实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)^[3,26]和最大光化学转化效率(F_v/F_m)^[1,3,28,32]。本研究结果表明,在小麦叶片快速衰老之前,抽穗后遮荫处理没有明显影响叶片的 $\Phi\text{PS II}$ 和 F_v/F_m ,但遮荫处理明显延缓了叶片衰老;在叶片快速衰老时期,遮荫条件下叶片的 $\Phi\text{PS II}$ 和 F_v/F_m 显著高于自然天气条件下,并且顺序衰老小麦旗叶的 $\Phi\text{PS II}$ 和 F_v/F_m 高于倒二叶,而非顺序衰老小麦旗叶的 $\Phi\text{PS II}$ 和 F_v/F_m 明显低于倒二叶,旗叶和倒二叶的 $\Phi\text{PS II}$ 、 F_v/F_m 在不同的衰老方式上表现出了显著差异。

小麦叶片非顺序衰老的显著表现是在生育后期旗叶的衰老早于倒二叶,这与叶片顺序衰老的表现正好相反。在叶片非顺序衰老过程中,随着旗叶叶绿素含量逐渐低于倒二叶,叶绿素荧光参数也相应发生变化。遮荫条件明显延缓小麦叶片的衰老速度,但不能改变叶片的衰老顺序。

[参考文献]

- [1] 牟会荣,姜 东,戴廷波,等. 遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响 [J]. 中国农业科学,2008,41(2):599-606.
Mu H R, Jiang D, Dai T B, et al. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters in wheat flag leaves [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(2): 599-606.
- [2] 郭 峰,曲妍妍,信长朋,等. 弱光下生长的高产小麦品系 PH01-35 旗叶光合机构对不同光强的响应 [J]. 作物学报, 2009, 35(1): 179-184.
Guo F, Qu Y Y, Xin C P, et al. Response of photosynthetic apparatus to different irradiance in flag leaves of high-yielding winter wheat PH01-35 grown under low light conditions [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 179-184.
- [3] 徐彩龙,尹燕桦,蔡瑞国,等. 弱光条件下不同穗型小麦品种旗叶光合特性和抗氧化代谢 [J]. 作物学报, 2012, 38(7): 1295-1306.
Xu C L, Yin Y P, Cai R G, et al. Photosynthetic characteristics and antioxidative metabolism of flag leaves in responses to shading during grain filling in winter wheat cultivars with different spike types [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(7): 1295-1306.
- [4] 郭翠花,高志强,苗果园. 花后遮荫对小麦旗叶光合特性及籽粒产量和品质的影响 [J]. 作物学报, 2010, 36(4): 673-679.
Guo C H, Gao Z Q, Miao G Y. Effect of shading at post flower-

- ing on photosynthetic characteristics of flag leaf and response of grain yield and quality to shading in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(4): 673-679.
- [5] 牟会荣, 姜东, 戴延波, 等. 遮光对小麦植株氮素转运及品质的影响 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1718-1724.
Mu H R, Jiang D, Dai T B, et al. Effects of shading on the nitrogen redistribution in wheat plant and the wheat grain quality [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(7): 1718-1724.
- [6] 李文阳, 尹燕桦, 闫素辉, 等. 小麦花后弱光对籽粒淀粉积累和相关酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2008, 34(4): 632-640.
Li W Y, Yin Y P, Yan S H, et al. Effect of shading after anthesis on starch accumulation and activities of the related enzymes in wheat grain [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(4): 632-640.
- [7] Gan S, Amasino R M. Making sense of senescence-molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence [J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(2): 313-319.
- [8] Nooden L D, Guisard J J, John I. Senescence mechanisms [J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 101(4): 746-753.
- [9] Wiedemuth K, Muller J, Kahla A, et al. Successive maturation and senescence of individual leaves during barley whole plant ontogeny reveals temporal and spatial regulation of photosynthetic function in conjunction with C and N metabolism [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(11): 1226-1236.
- [10] Quirino B F, Noh Y S, Himelblau E, et al. Molecular aspects of leaf senescence [J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(7): 278-282.
- [11] Hensel L L, Grbic V, Baumgarten D A, et al. Developmental and age-related processes that influence the longevity and senescence of photosynthetic tissues in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1993, 5(5): 553-564.
- [12] Buchanan-Wollaston V, Earl S, Harrison E, et al. The molecular analysis of leaf senescence—a genomics approach [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2003, 1(1): 3-22.
- [13] Orendi G, Zimmermann P, Baar C, et al. Loss of stress-induced expression of catalase3 during leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* is restricted to oxidative stress [J]. *Plant Science*, 2001, 161(2): 301-314.
- [14] Lim P O, Woo H R, Nam H G. Molecular genetics of leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(6): 272-278.
- [15] Yoshida S. Molecular regulation of leaf senescence [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(1): 79-84.
- [16] Zentgraf U, Jobst J, Kolb D, et al. Senescence-related gene expression profiles of rosette leaves of *Arabidopsis thaliana*: leaf age versus plant age [J]. *Plant Biology*, 2004, 6(2): 178-183.
- [17] Barth O, Zschiesche W, Siersleben S, et al. Isolation of a novel barley cDNA encoding a nuclear protein involved in stress response and leaf senescence [J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(2): 282-293.
- [18] Mondal W A, Choudhuri M A. Sequential and non-sequential pattern of monocarpic senescence in two rice cultivars [J]. *Physiologia Plantarum*, 1984, 61(2): 287-292.
- [19] Biswas A K, Choudhuri M A. Mechanism of monocarpic senescence in rice [J]. *Plant Physiology*, 1980, 65(2): 340-345.
- [20] 张嵩午, 王长发, 姚友华. 小麦叶片的逆向衰老 [J]. *中国农业科学*, 2010, 43(11): 2229-2238.
Zhang S W, Wang C F, Yao Y H. Inverted senescing sequence of wheat leaves [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(11): 2229-2238.
- [21] 张嵩午, 王长发, 苗芳, 等. 旗叶先衰型小麦生长后期顶三叶光合特性及其意义 [J]. *作物学报*, 2012, 38(12): 2258-2266.
Zhang S W, Wang C F, Miao F, et al. Photosynthetic characteristics and its significance of topmost three leaves at fruiting stage in wheat with presenile flag leaf [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(12): 2258-2266.
- [22] 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 C F. Leaf non-sequential senescence of wheat [J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(7): 711-717.
- [23] 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系 [J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 122-129.
Wang Y X, Sun G R, Wang J B, et al. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 122-129.
- [24] 尹敏鹏, 刘雪梅, 商志伟, 等. 不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧光参数的响应 [J]. *植物生理学报*, 2011, 47(5): 452-458.
Yin Z P, Liu X M, Shang Z W, et al. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters to different drought stress in *Cerasus humilis* Bunge [J]. *Plant Physiology Journal*, 2011, 47(5): 452-458.
- [25] Mondal W A, Choudhuri M A. Comparison of phosphorus mobilization during monocarpic senescence in rice cultivars with sequential and non-sequential leaf senescence [J]. *Physiologia Plantarum*, 1985, 65(3): 221-227.
- [26] 宋艳霞, 杨文钰, 李卓玺, 等. 不同大豆品种幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性对套作遮荫的响应 [J]. *中国油料作物学报*, 2009, 31(4): 474-479.
Song Y X, Yang W Y, Li Z X, et al. The effects of shading on photosynthetic and fluorescent characteristics of soybean seedlings under maize-soybean relay cropping [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2009, 31(4): 474-479.
- [27] 刘连涛, 孙红春, 张永江, 等. 盛铃期遮荫对棉花叶片光合特性的影响 [J]. *河北农业大学学报*, 2013, 36(6): 1-5.
Liu L T, Sun H C, Zhang Y J, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics of cotton at full bolling stage [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2013, 36(6): 1-5.
- [28] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态学报*, 2011, 31(7): 1811-1817.

Wang J H, Ren S F, Shi B S, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspense* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(7): 1811-1817.

[29] 杜成凤, 李潮海, 刘天学, 等. 遮荫对两个基因型玉米叶片解剖结构及光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2011, 31(21): 6633-6640.

Du C F, Li C H, Liu T X, et al. Response of anatomical structure and photosynthetic characteristics to low light stress in leaves of different maize genotypes [J]. Acta Ecologic Sinica, 2011, 31(21): 6633-6640.

[30] 朱 萍, 杨世民, 马 均, 等. 遮光对杂交水稻组合生育后期光合特性和产量的影响 [J]. 作物学报, 2008, 34(11): 2003-2009.

Zhu P, Yang S M, Ma J, et al. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(11): 2003-2009.

[31] 贾士芳, 董树亭, 王空军, 等. 弱光胁迫对玉米产量及光合特性的影响 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2456-2461.

Jia S F, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of weak light stress on grain yield and photosynthetic traits of maize [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(11): 2456-2461.

[32] 唐秀梅, 钟瑞春, 揭红科, 等. 间作遮荫对花生光合作用及叶绿素荧光特性的影响 [J]. 西南农业学报, 2011, 24(5): 1703-1707.

Tang X M, Zhong R C, Jie H K, et al. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristic of peanut under different inter-row space in cassava-peanut intercropping [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2011, 24(5): 1703-1707.

(上接第 77 页)

[25] 李 勇. 氮素营养对水稻光合作用与光合氮素利用率的影响机制研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2011: 33.

Li Y. Studies on mechanisms of the effects of different nitrogen supplies on photosynthesis and photosynthetic nitrogen use efficiency of rice plants [D]. Nanjing, Nanjing Agricultural University, 2011: 33.

[26] 张洪程, 王秀芹, 戴其根, 等. 施氮量对杂交稻两优培九产量、品质及吸氮特性的影响 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(7): 800-806.

Zhang H C, Wang X Q, Dai Q G, et al. Effects of N-application rate on yield, quality and characters of nitrogen uptake of hybrid rice variety liangyoupeijiu [J]. Sci Agric Sini, 2003, 36(7): 800-806.

[27] 徐春梅, 王丹英, 邵国胜, 等. 施氮量和栽插密度对超高产水稻中早 22 产量和品质的影响 [J]. 中国水稻科学, 2008, 22(5): 507-512.

Xu C M, Wang D Y, Shao G S, et al. Effects of transplanting density and nitrogen fertilizer rate on yield formation and grain quality of super high yielding rice Zhongzao 22 [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2008, 22(5): 507-512.