

网络出版时间:2015-04-13 12:59

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2015.05.002

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20150413.1259.002.html

2 种生态条件下冬小麦非顺序衰老过程中 同化物积累及转运特性

张邦杰^a, 石华荣^b, 李毅博^b, 刘党校^b, 苗芳^b, 王长发^a

(西北农林科技大学 a 农学院, b 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】研究正常天气和遮阴 2 种生态条件下,小麦正置茎和倒置茎地上器官同化物的积累及转运特性,为进一步研究小麦叶片非顺序衰老的生理生化机制提供理论依据。【方法】在正常天气和遮阴处理条件下,以 3 种小麦品种温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 顺序衰老(正置)和非顺序衰老(倒置)茎为材料,在小麦叶片非顺序衰老发生开始时和发生后第 5 天,采用系数法和称质量法测定小麦正置茎和倒置茎顶三叶的绿叶面积和地上器官的干物质积累量。【结果】无论是正常天气条件还是遮阴条件下,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 正置茎顶三叶绿体面积大小次序为旗叶>倒二叶>倒三叶,而倒置茎表现为倒二叶>旗叶>倒三叶,遮阴条件下小麦顶三叶的绿叶面积较正常天气条件下大。小麦正置茎旗叶和倒二叶干物质积累量无明显差异,而倒置茎倒二叶干物质积累量显著高于旗叶。正置茎和倒置茎旗叶、倒二叶、倒三叶叶鞘干物质积累大小次序一致,均为旗叶鞘>倒二叶鞘>倒三叶鞘。倒置茎茎秆和剩余叶(除旗叶、倒二叶和倒三叶外)、颖稃片和穗轴以及籽粒的干物质质量均明显高于正置茎。正置茎花前地上器官同化物转运量、转运率及对籽粒的贡献率均明显大于倒置茎,而花后则相反。在成熟期,倒置茎千粒质量和穗粒数均大于正置茎。遮阴条件引起小麦地上营养器官干物质积累量减少和籽粒千粒质量降低,但对穗粒数影响不大。【结论】无论在正常天气条件还是遮阴条件下,小麦灌浆结实后期叶片的非顺序衰老有利于小麦籽粒的充实。

【关键词】 冬小麦;茎;顺序衰老;非顺序衰老;同化物积累;同化物转运

【中图分类号】 S512.1⁺10.1

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2015)05-0093-06

Assimilate accumulation and transport characteristics of winter wheat during sequential and non-sequential senescence under two ecological conditions

ZHANG Bang-jie^a, SHI Hua-rong^b, LI Yi-bo^b, LIU Dang-xiao^b,
MIAO Fang^b, WANG Chang-fa^a

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

Abstract: 【Objective】 Under normal weather and shading conditions, assimilate accumulation and transport characteristics of wheat leaf during sequential and non-sequential senescence were researched to provide guidance for understanding physiological and biochemical mechanism during non-sequential senescence of wheat leaf. 【Method】 Three wheat varieties, Wenmai 19, Yumai 19 and Lankaoizao 8 were studied under normal weather and shading conditions. In non-sequential senescence period of wheat leaves, the top 3-leaves green area and dry weight of vegetative organs of conventional stems and inverted stems were measured using coefficient method and weighting method. 【Result】 In normal weather and shading condi-

【收稿日期】 2013-12-17

【基金项目】 国家自然科学基金项目(31170366)

【作者简介】 张邦杰(1988—),男,河南扶沟人,在读硕士,主要从事作物资源研究。E-mail:a915323769@126.com

【通信作者】 王长发(1967—),男,河北南宫人,副教授,主要从事作物栽培与种质资源研究。E-mail:wangchangfa@gmail.com

tions, the top 3 leaves green areas of Wenmai 19, Yumai 19 and Lankaoizao 8 of conventional stems were in the rank of flag leaf > top 2nd leaf > top 3rd leaf, while the rank of inverted stems was top 2nd leaf > flag leaf > top 3rd leaf. The top 3 leaves green areas in shading condition were larger than in normal weather. The dry matter accumulation had no significant difference between flag leaf and top 2nd leaf in conventional stems, but the top 2nd leaf dry matter accumulation was significantly higher than that of flag leaf in inverted stems. In both conventional stems and inverted stems, orders of dry matter accumulation of top 3 leaf sheaths were flag leaf > top 2nd leaf > top 3rd leaf. Dry matter accumulation of stem and residual leaf and sheath, peristachyum and palea and spike stalk, and grain in inverted stems were significantly higher than in conventional stems. Assimilation transportation, transporting rate and contribution rate before anthesis in conventional stems under both ecological conditions were significantly higher than in inverted stems, but assimilation transportation, transporting rate and contribution rate after anthesis were in opposite. In the mature period, the 1 000-grain weight and spike grain number in inverted stems were greater than in conventional stems. 【Conclusion】 In both normal weather and shading conditions, non-sequential senescence of wheat leaf in late grain-filling period was beneficial to the grain filling.

Key words: winter wheat; stem; conventional; inverted; assimilate accumulation; assimilate transport

植物的衰老方式多种多样,大致可以分为整株衰老、地上部衰老、落叶衰老和渐进衰老 4 种类型。根据植物不同生长位点的叶片在衰老过程中发生的时间先后,整株衰老又可分为同步衰老和渐次衰老^[1]。小麦作为一年生禾本科植物,由于其不同叶位叶片衰老不同步,因此小麦属于整株衰老中的渐次衰老。

在小麦灌浆结实期,如果顶部三叶的衰老顺序按照叶片发育的先后次序依次衰老,即倒三叶先于倒二叶衰老,倒二叶又先于旗叶衰老,这种衰老方式称为顺序衰老;如果旗叶先于倒二叶、倒二叶先于倒三叶衰老,即被称为非顺序衰老^[2-3]。在叶片非顺序衰老小麦品种中,并非所有植株叶片都发生非顺序衰老,有些植株叶片仍然是顺序衰老。本研究将发生非顺序衰老的茎称为倒置茎,叶色上黄下绿;发生顺序衰老的茎称为正置茎,叶色上绿下黄^[2,4-6]。在叶片非顺序衰老过程中,旗叶的叶绿素含量、净光合速率、抗氧化保护酶活性等均明显低于倒二叶,与顺序性衰老正好相反^[2,4-6]。

遮阴对叶片的生理特性有很大的影响。灌浆期遮阴会降低叶片的光合能力,减少同化物供应,提高花前营养器官贮藏物质对籽粒质量的贡献率^[7]。遮阴可导致植株体内碳、氮代谢失调,使茎叶及穗的全氮增加,植株合成碳水化合物能力削弱,转移到籽粒中的碳水化合物量相应减少,导致籽粒产量降低^[8]。遮阴会使籽粒淀粉合成酶系统活性和淀粉合成受到抑制,灌浆速率降低^[9-10]。遮阴还会降低叶片净光合速率、PS II 实际光化学效率、光化学荧光

猝灭系数和干物质积累量,提高光系统 II 的初始荧光强度和最大光化学转化效率^[11-12]。但关于小麦叶片非顺序衰老过程中顶三叶、叶鞘和地上营养器官同化物积累和转运特性以及遮阴对其影响的研究还未见报道。本研究通过对正常天气和遮阴条件下小麦顺序衰老茎(正置茎)和非顺序衰老茎(倒置茎)地上营养器官同化物积累和转运特性的比较,并结合正置茎和倒置茎籽粒的千粒质量,客观评价生育后期小麦叶片非顺序衰老的意义及在生产上的利用价值,为进一步研究小麦叶片非顺序衰老的生理生化机制提供思路和理论依据。

1 材料与方法

1.1 田间试验设计及管理

田间试验于 2012-10—2013-06 在西北农林科技大学国家节水灌溉试验站内进行。试验选择 3 个非顺序衰老小麦品种,分别是温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8,这 3 个品种在生育后期均有约 50% 的非顺序衰老的茎。参试小麦品种在田间随机区组排列,每个品种种植 12 行,重复 3 次。行长 1.3 m,株距 3 cm,行距 25 cm,在 2012-10-05 点播种植。试验设正常天气和遮阴条件 2 种处理。种植前施小麦专用复合肥 60 g/m²。在 2013-01-04 冬灌 1 次,施尿素 14 g/m²。遮阴处理在小麦扬花期开始,至小麦成熟收获结束,遮阳网透光率 70%。

1.2 植物样品的采集

正常天气条件和遮阴下采样方法一致。在小麦扬花期,对同一天开花、株高和穗长相近的茎用红线

标记,每品种每小区标记 400 株,用于以后的试验采样。在叶片非顺序衰老出现时期(温麦 19 出现在 05-16,豫麦 19 出现在 05-18,兰考矮早 8 出现在 05-20),用蓝色线标记非顺序衰老株,白色线标记顺序衰老株。在扬花期每小区采集红线标记植株 5 株,在成熟期每小区采集白色线标记的顺序衰老株 5 株,采集蓝色线标记的非顺序衰老株 5 株,用于研究顺序衰老茎和非顺序衰老茎花前花后同化物的转运量、转运率以及对籽粒的贡献率。在非顺序衰老出现当天和出现后第 5 天,每小区分别采取正置茎和倒置茎各 5 株,测定每茎绿叶数、绿叶面积,然后按旗叶、倒二叶、倒三叶、其他叶及茎、鞘、穗分部位包装,在 105 ℃下杀青 30 min 后,80 ℃烘干至恒质量称量,用于测定正置茎和倒置茎各器官干物质的积累特性。在成熟期每小区采集正置茎和倒置茎植株各 15 株,统计每穗粒数,晒干后测定千粒质量。

1.3 指标测定及计算方法

绿叶面积的测定采用系数法^[13],干物质的测定采用烘干称质量法。花前同化物转运量=开花期营养器官干质量-成熟期营养器官干质量;花后同化

物转运量=成熟期籽粒干质量-花前同化物总转运量;花前同化物转运率=花前同化物转运量/开花期营养器官干质量×100%;花后同化物转运率=花后同化物转运量/(收获时地上部分干质量-开花时地上部分干质量)×100%;花(前)后同化物对籽粒的贡献率=花(前)后同化物转运量/成熟期籽粒干质量×100%^[14]。

1.4 数据处理

试验数据的统计与分析采用 SPSS 20.0 分析统计软件进行。

2 结果与分析

2.1 2 种生态条件下小麦顶三叶的绿叶面积

从表 1 可以看出,无论是正常天气条件下还是遮阴条件下,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 分别在 05-16、05-18 和 05-20 开始出现叶片非顺序衰老现象。在正置茎上,旗叶的绿叶面积大于倒二叶,倒二叶的绿叶面积又大于倒三叶,而在倒置茎上,倒二叶的绿叶面积大于旗叶,旗叶大于倒三叶;在非顺序衰老发生后第 5 天,叶片非顺序衰老现象更明显。

表 1 2 种生态条件下小麦顶三叶绿叶面积的比较

		Table 1 Green leaf area of top three leaves of wheat under two ecological conditions								cm ²
处理	茎类型	叶位	温麦 19 Wenmai 19		豫麦 19 Yumai 19		兰考矮早 8 Lankaoaizao 8			
Treatment	Stem type	Leaf position	05-16	05-21	05-18	05-23	05-20	05-25		
正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	旗叶 Flag leaf	18.31±3.09 bc	16.47±2.64 b	21.95±4.97 bc	11.33±4.05 b	17.67±2.47 bc	14.87±3.56 b		
		倒二叶 2nd leaf	15.10±5.66 d	10.44±3.17 d	20.70±4.27 bc	5.54±1.28 cd	16.30±2.71 bc	4.85±1.69 d		
		倒三叶 3rd leaf	0.00±0.00 f	0.00±0.00 f	0.00±0.00 f	0.00±0.00 f	0.00±0.00 e	0.00±0.00 e		
	倒置茎 Inverted stem	旗叶 Flag leaf	16.84±4.35 d	8.44±3.91 d	19.27±3.35 c	2.36±0.99 e	16.93±2.38 bc	6.08±1.33 c		
		倒二叶 2nd leaf	17.58±4.86 cd	13.75±2.55 bc	24.87±3.54 ab	8.55±2.45 bc	19.50±3.04 ab	11.90±2.59 b		
		倒三叶 3rd leaf	5.28±2.03 e	0.00±0.00 f	12.74±4.42 e	0.00±0.00 f	9.15±3.19 d	0.00±0.00 e		
遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	旗叶 Flag leaf	22.51±3.41 ab	19.84±3.80 a	21.92±4.73 b	17.35±3.63 a	20.98±3.59 ab	18.52±3.94 a		
		倒二叶 2nd leaf	20.79±4.75 abc	13.08±5.93 bc	18.58±2.78 cd	11.83±2.81 b	18.85±3.22 bc	7.77±2.13 c		
		倒三叶 3rd leaf	7.15±2.63 e	0.00±0.00 f	2.19±0.88 e	0.00±0.00 f	9.53±2.04 d	0.00±0.00 e		
	倒置茎 Inverted stem	旗叶 Flag leaf	18.63±2.80 bcd	13.48±5.64 bc	20.38±3.27 bc	4.16±2.58 cd	20.68±3.63 ab	10.02±4.70 b		
		倒二叶 2nd leaf	24.11±2.74 a	20.27±5.80 a	26.50±4.04 a	16.25±4.33 a	24.51±4.25 a	17.01±3.83 a		
		倒三叶 3rd leaf	15.79±7.13 bcd	5.38±1.43 e	14.02±1.81 d	3.86±1.75 f	21.55±4.57 ab	6.40±1.88 c		

注:同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同。
Note: Different lowercase letters in each column mean significant difference at P<0.05. The same below.

表 1 显示,在 05-21,于正常天气条件下,温麦 19 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 57.76%,倒置茎旗叶绿叶面积比倒二叶低 38.62%;在遮阴条件下,温麦 19 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 34.07%,倒置茎旗叶绿叶面积比倒二叶低 33.50%。在 05-23,于正常天气条件下,豫麦 19 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 104.51%,倒置茎旗叶绿叶面积比倒二叶低 58.89%;在遮阴条件下,豫麦 19 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 46.67%,倒置茎旗叶绿

叶面积比倒二叶低 54.96%。在 05-25,于正常天气条件下,兰考矮早 8 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 206.59%,倒置茎旗叶绿叶面积比倒二叶低 42.86%;在遮阴条件下,兰考矮早 8 正置茎旗叶绿叶面积比倒二叶高 138.35%,倒置茎旗叶绿叶面积比倒二叶低 41.09%。以上数据分析表明,遮阴条件并不能阻止叶片非顺序衰老的发生,但遮阴条件使正置茎旗叶和倒二叶绿叶面积的差异明显缩小,而倒置茎旗叶和倒二叶绿叶面积的差异在正常天气

和遮阴条件下差异较小。

2.2 2 种生态条件下小麦顶三叶的干物质积累量

从表 2 可以看出,无论在正常天气条件下还是遮阴条件下,在小麦叶片非顺序衰老发生过程中,参试小麦品种正置茎旗叶和倒二叶干物质积累量无明显差异,但均显著高于倒三叶的干物质积累量;在倒置茎上,倒二叶干物质积累量显著高于旗叶。正常天气条件下,在非顺序衰老发生当天,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒二叶干物质积累量分别比旗叶

高 25.16%,18.84%和 22.79%;在非顺序衰老发生后第 5 天,3 种小麦倒二叶干物质积累量分别较旗叶高 19.17%,11.87%和 13.63%。遮阴条件下,在非顺序衰老发生当天,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶干物质积累量分别比旗叶高 15.98%,17.11%和 20.02%,而在非顺序衰老发生后第 5 天分别高 7.98%,12.87%和 13.66%。从以上分析可以看出,随着叶片非顺序衰老的推进,倒置茎旗叶和倒二叶干物质积累量的差异在逐渐缩小。

表 2 2 种生态条件下小麦顶三叶干物质积累量的比较

Table 2 Dry matter accumulation of top three leaves of wheat under two ecological conditions									mg
处理	茎类型	叶位	温麦 19 Wenmai 19		豫麦 19 Yumai 19		兰考矮早 8 Lankaoaizao 8		
Treatment	Stem type	Leaf position	05-16	05-21	05-18	05-23	05-20	05-25	
正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	旗叶 Flag leaf	116.9±10.3 a	99.5±12.9 b	116.0±12.2 c	75.5±7.9 b	105.0±10.8 c	97.1±9.1 a	
		倒二叶 2nd leaf	111.8±10.5 a	94.5±10.2 b	114.2±11.8 c	78.2±4.2 b	103.9±2.4 c	95.2±10.7 a	
		倒三叶 3rd leaf	73.2±7.9 d	55.5±5.8 e	70.7±12.5 e	44.2±2.5 f	66.6±6.6 e	57.1±7.3 d	
	倒置茎 Inverted stem	旗叶 Flag leaf	95.0±3.2 b	88.7±8.2 c	112.5±12.3 c	75.0±7.4 b	95.2±4.3 c	87.3±8.2 b	
		倒二叶 2nd leaf	118.9±6.0 a	105.7±9.8 a	133.7±12.3 a	83.9±8.5 a	116.9±9.4 b	99.2±6.8 a	
		倒三叶 3rd leaf	89.7±7.5 c	67.9±6.3 d	93.5±9.3 d	59.2±6.1 e	87.6±2.6 d	68.1±6.3 c	
遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	旗叶 Flag leaf	110.0±8.1 a	98.2±9.4 b	96.9±10.9 d	80.0±8.3 a	108.4±5.7 c	86.4±7.3 b	
		倒二叶 2nd leaf	107.5±9.0 a	88.1±11.4 c	90.5±9.3 d	82.1±7.6 a	100.0±4.8 c	85.7±8.5 b	
		倒三叶 3rd leaf	77.1±7.4 d	58.9±8.2 e	69.1±5.6 e	56.2±3.5 e	62.5±2.4 e	55.5±7.5 d	
	倒置茎 Inverted stem	旗叶 Flag leaf	98.9±10.4 b	99.0±9.4 b	108.7±8.4 c	77.7±9.7 b	107.9±10.9 c	86.4±9.9 b	
		倒二叶 2nd leaf	114.7±6.6 a	106.9±12.0 a	127.3±7.7 b	87.7±7.4 a	129.5±8.4 a	98.2±9.7 a	
		倒三叶 3rd leaf	99.9±12.7 b	69.9±5.8 d	93.9±14.9 d	65.3±6.5 d	87.8±9.3 d	65.9±4.5 c	

2.3 顶三叶叶鞘的干物质积累量

三叶叶鞘干物质积累量的测定结果见表 3。

正常天气和遮阴天气 2 种生态条件下,小麦顶

表 3 2 种生态条件下小麦顶三叶叶鞘干物质积累量的比较

Table 3 Dry matter accumulation of wheat top three leaf sheaths under two ecological conditions									mg
处理	茎类型	叶位	温麦 19 Wenmai 19		豫麦 19 Yumai 19		兰考矮早 8 Lankaoaizao 8		
Treatment	Stem type	Leaf position	05-16	05-21	05-18	05-23	05-20	05-25	
正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	旗叶鞘 Flag leaf sheath	159.4±11.5 a	149.9±9.6 b	155.1±10.1 a	109.1±1.7 a	160.1±11.0 a	134.4±10.1 b	
		倒二叶鞘 2nd leaf sheath	119.5±9.4 c	101.5±10.6 d	90.3±12.0 c	75.3±5.2 c	93.8±12.2 b	98.9±9.2 c	
		倒三叶鞘 3rd leaf sheath	73.7±9.3 e	62.3±9.7 e	67.5±5.4 d	50.2±4.1 e	60.4±11.3 c	65.5±9.2 f	
	倒置茎 Inverted stem	旗叶鞘 Flag leaf sheath	166.7±9.0 a	165.8±8.1 a	154.7±5.0 a	106.9±4.7 a	164.7±11.9 a	156.7±6.3 a	
		倒二叶鞘 2nd leaf sheath	136.3±11.5 b	122.2±7.2 d	118.8±10.8 b	87.0±8.5 b	119.4±16.5 b	114.6±10.9 c	
		倒三叶鞘 3rd leaf sheath	92.3±10.1 d	69.5±6.5 e	84.2±11.4 c	60.4±2.9 d	82.9±6.1 c	75.7±8.9 e	
遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	旗叶鞘 Flag leaf sheath	169.5±8.8 a	152.9±9.4 b	147.0±10.5 a	111.3±6.4 a	151.4±12.3 a	133.9±11.3 b	
		倒二叶鞘 2nd leaf sheath	116.6±5.0 c	101.1±9.1 d	84.7±9.9 c	70.4±5.2 c	99.1±4.1 c	93.4±8.9 d	
		倒三叶鞘 3rd leaf sheath	72.5±10.1 e	63.7±9.3 e	67.3±9.4 d	56.6±7.3 e	66.7±4.3 d	63.5±5.6 f	
	倒置茎 Inverted stem	旗叶鞘 Flag leaf sheath	165.9±7.4 a	169.1±9.7 a	149.7±13.7 a	108.7±10.9 a	173.2±14.3 a	159.6±14.4 a	
		倒二叶鞘 2nd leaf sheath	134.6±7.8 b	124.7±9.0 c	110.1±9.8 b	85.4±7.9 b	125.4±12.4 b	110.8±10.9 c	
		倒三叶鞘 3rd leaf sheath	90.6±5.4 d	70.5±9.6 e	82.6±3.5 c	63.2±5.1 d	86.9±18.8 c	77.9±7.8 f	

从表 3 可以看出,在正常天气和遮阴条件下,参试 3 种小麦品种正置茎和倒置茎旗叶、倒二叶和倒三叶叶鞘干物质积累量的大小次序一致,均为旗叶鞘>倒二叶鞘>倒三叶鞘,且倒置茎倒二叶和倒三叶叶鞘干物质积累量均大于正置茎。在非顺序衰老刚发生时,正常天气条件下温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶和倒三叶叶鞘干物质积累量分

别较正置茎高 14.06%和 25.24%,31.56%和 24.74%,27.29%和 37.25%;在遮阴条件下,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶和倒三叶叶鞘干物质积累量分别较正置茎高 15.37%和 24.97%,29.99%和 22.73%,26.54%和 30.28%。非顺序衰老发生后第 5 天,在正常天气条件下,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶和倒三叶叶

鞘干物质积累量分别较正置茎高 20.39% 和 11.56%,18.36%和 20.32%,15.87%和 15.57%;在遮阴条件下,温麦 19、豫麦 19 和兰考矮早 8 倒置茎倒二叶和倒三叶叶鞘干物质积累量分别比正置茎高23.34%和 10.68%,21.31%和 11.66%,18.63%和 22.68%。以上数据分析表明,无论在正常天气条件还是遮阴条件下,发生非顺序衰老的倒置茎倒二叶和倒三叶叶鞘均积累了较多的干物质,有利于生育后期倒二叶和倒三叶功能期的延续和籽粒的充实。

2.4 2 种生态条件下小麦茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴、籽粒的干物质积累量

从表 4 可以看出,在叶片非顺序衰老刚发生时和发生后第 5 天,无论在正常天气条件下还是遮阴条件下,倒置茎茎秆和剩余叶(除旗叶、倒二叶和倒三叶外)、颖稃片和穗轴以及籽粒的干物质积累量均明显高于正置茎。在非顺序衰老刚发生时,正常天气条件下温麦 19 倒置茎茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴及籽粒的干物质积累量分别比正置茎高24.82%,

27.86%和 8.65%,豫麦 19 分别高 19.97%,15.11%和 13.83%,兰考矮早 8 分别高 39.61%,49.01%和 7.05%。在遮阴条件下,温麦 19 倒置茎茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴、籽粒的干物质积累量分别比正置茎高 22.60%,37.95%和9.94%,豫麦 19 分别高 40.24%,28.63%和16.15%,兰考矮早 8 分别高 23.51%,38.53%和6.87%。在非顺序衰老发生后第 5 天,正常天气条件下温麦 19 倒置茎茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴以及籽粒的干物质积累量分别比正置茎高 22.60%,25.14%和 16.75%,豫麦 19 分别高 19.97%,15.11%和 17.60%,兰考矮早 8 分别高 9.55%,21.45%和 10.95%。遮阴条件下温麦 19 倒置茎茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴、籽粒的干物质积累量分别比正置茎高 6.84%,35.56%和 16.21%,豫麦 19 分别高 24.58%,23.66%和 18.56%,兰考矮早 8 分别高 24.71%,8.79%和 15.53%。与正常天气条件相比,遮阴条件下参试小麦茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴及籽粒的干物质积累量均有所降低。

表 4 2 种生态条件下小麦茎秆和剩余叶、颖稃片和穗轴、籽粒干物质积累量的比较

Table 4 Dry matter accumulation of stem and residual leaf and sheath,peristachyum and palea and spike stalk,and grain under two ecological conditions mg/株

处理 Treatment	茎类型 Stem type	部位 Position	温麦 19 Wenmai 19		豫麦 19 Yumai 19		兰考矮早 8 Lankaoaizao 8	
			05-16	05-21	05-18	05-23	05-20	05-25
正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	茎秆和剩余叶 Stem and residual leaf and sheath	685±78 e	603±32 f	601±40 d	381±37 g	669±98 e	597±74 f
		颖稃片和穗轴 Peristachyum and palea and spike stalk	1 120±134 d	895±140 e	854±38 b	557±61 f	963±163 c	881±113 e
		籽粒 Grain	1 468±78 bc	1 673±287 b	1 092±115 b	1 296±45 bc	1 320±97 b	1 836±88 b
	倒置茎 Inverted stem	茎秆和剩余叶 Stem and residual leaf and sheath	855±87 e	626±61 f	721±32 c	479±68 f	934±32 c	645±23 f
		颖稃片和穗轴 Peristachyum and palea and spike stalk	1 432±183 bc	1 120±20 d	983±97 b	669±62 e	1 435±39 a	1 070±77 d
		籽粒 Grain	1 595±186 a	1 952±187 a	1 243±82 a	1 524±90 a	1 413±69 a	2 037±59 a
遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	茎秆和剩余叶 Stem and residual leaf and sheath	593±49 e	541±49 f	420±26 e	358±21 g	587±32 e	526±70 e
		颖稃片和穗轴 Peristachyum and palea and spike stalk	996±121 d	824±50 e	681±39 c	651±81 e	847±24 c	865±83 e
		籽粒 Grain	1 418±109 b	1 487±80 c	1 028±74 b	1 126±69 c	1 397±54 b	1 629±114 c
	倒置茎 Inverted stem	茎秆和剩余叶 Stem and residual leaf and sheath	727±76 e	578±59 f	589±36 d	446±45 f	725±57 d	656±49 f
		颖稃片和穗轴 Peristachyum and palea and spike stalk	1 374±79 c	1 117±82 d	876±33 b	805±57 d	1 378±48 a	941±124 d
		籽粒 Grain	1 559±133 a	1 728±139 b	1 194±104 a	1 335±47 b	1 474±43 a	1 882±130 b

2.5 2 种生态条件下小麦花前花后同化物转运量、转运率及对籽粒的贡献率

从表 5 可以看出,花前正置茎地上器官同化物

转运量、转运率及对籽粒的贡献率均明显大于倒置茎,而花后均明显低于倒置茎。在正常天气条件下,温麦 19 正置茎花前地上器官同化物转运量、转运率

及对籽粒的贡献率分别比倒置茎高 24. 40%，17. 78% 和 51. 85%，豫麦 19 分别高 28. 82%，18. 92%和 58. 70%，兰考矮早 8 分别高 30. 71%，25. 50%和 46. 51%；而温麦 19 正置茎花后上述指标分别比倒置茎低 66%，63. 64%和 62. 22%，豫麦 19 分别低 54. 80%，44. 83%和 58. 49%，兰考矮早 8 分别低 49. 96%，54. 29%和 21. 43%。在遮阴条件下，温麦 19 正置茎花前上述指标分别比倒置茎高 15. 17%，14. 28% 和 43. 08%，豫麦 19 分别高

33. 29%，25. 71%和 50. 00%，兰考矮早 8 分别高 30. 11%，21. 43%和 34. 92%；温麦 19 正置茎花后上述指标分别比倒置茎低 78. 24%，63. 33%和 70%，豫麦 19 分别低 72. 77%，58. 82%和 47. 92%，兰考矮早 8 分别低 62%，43. 33%和 42. 86%。与正常天气条件相比，遮阴条件对参试小麦品种花前地上器官同化物转运量、转运率及对籽粒的贡献率无明显影响，而使花后的对应指标明显降低。

表 5 2 种生态条件下小麦花前和花后同化物转运量、转运率及对籽粒贡献率的比较

Table 5 Assimilation transportation, transporting rate and contribution rate of wheat before and after anthesis under two ecological conditions

时期 Period	处理 Treatment	茎类型 Stem type	温麦 19 Wenmai 19			豫麦 19 Yumai 19			兰考矮早 8 Lankaoaizao 8		
			转运量/ (mg·株 ⁻¹)	转运率/%	贡献率/%	转运量/ (mg·株 ⁻¹)	转运率/%	贡献率/%	转运量/ (mg·株 ⁻¹)	转运率/%	贡献率/%
			Transportation	rate	Contribution rate	Transportation	rate	Contribution rate	Transportation	rate	Contribution rate
花前 Before anthesis	正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	1 453±93 ab	53±3 a	82±4 b	903±96 a	41±2 a	73±6 a	1 247±93 a	50±1 a	63±3 b
		倒置茎 Inverted stem	1 168±82 c	45±2 b	54±4 c	701±38 cd	37±2 b	46±2 c	954±89 b	40±4 b	43±2 d
	遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	1 459±68 a	56±2 a	93±3 a	973±88 a	44±4 a	78±6 a	1 292±88 a	51±2 a	85±9 a
		倒置茎 Inverted stem	1 298±79 bc	49±3 b	65±4 b	730±49 bc	35±3 bc	52±4 b	993±75 b	42±6 b	63±4 b
	正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	304±54 f	12±3 d	17±4 f	367±43 e	16±5 d	22±2 d	612±90 c	16±2 c	42±2 d
		倒置茎 Inverted stem	894±73 d	33±2 c	45±4 d	812±55 ab	29±4 c	53±6 b	1 223±85 a	35±2 b	51±3 c
花后 After anthesis	遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	129±7 g	11±3 d	9±2 g	183±77 f	14±5 e	25±2 d	331±19 d	17±2 c	20±3 f
		倒置茎 Inverted stem	593±43 e	30±4 c	30±4 e	672±20 d	34±2 bc	48±4 bc	871±66 b	30±5 b	35±4 e

2. 6 2 种生态条件下小麦的千粒质量和穗粒数

粒质量和穗粒数的测定结果如表 6 所示。

正常天气和遮阴天气 2 种生态条件下，小麦千

表 6 2 种生态条件下小麦千粒质量和穗粒数的比较

Table 6 1 000-grain weight and grain number of per spike of wheat under two ecological conditions

处理 Treatment	茎类型 Steam type	温麦 19 Wenmai 19		豫麦 19 Yumai 19		兰考矮早 8 Lankaoaizao 8	
		千粒质量/g	穗粒数	千粒质量/g	穗粒数	千粒质量/g	穗粒数
		1 000-grain weight	Grain number/spike	1 000-grain weight	Grain number/spike	1 000-grain weight	Grain number/spike
正常天气 Normal condition	正置茎 Conventional stem	40. 9±2. 9 b	42. 2±1. 7 b	37. 6±1. 8 c	33. 0±3. 9 b	44. 7±0. 4 b	43. 5±3. 9 b
	倒置茎 Inverted stem	43. 7±2. 2 a	45. 3±0. 6 a	40. 1±1. 5 a	39. 5±2. 8 a	48. 1±2. 6 a	50. 0±1. 1 a
遮阴条件 Shade condition	正置茎 Conventional stem	35. 2±1. 8 c	39. 5±1. 0 b	32. 2±1. 4 d	33. 6±3. 0 b	36. 8±0. 3 d	42. 6±2. 2 b
	倒置茎 Inverted stem	38. 0±2. 1 b	44. 1±2. 7 a	34. 9±1. 1 b	41. 5±2. 2 a	39. 8±0. 8 c	49. 0±0. 6 a

从表 6 可以看出，正常天气和遮阴条件下，参试小麦品种倒置茎的千粒质量和穗粒数均大于正置茎。在正常天气条件下，温麦 19 倒置茎千粒质量和穗粒数分别比正置茎高 6. 84%和 7. 35%，豫麦 19 分别高 6. 65% 和 19. 70%，兰考矮早 8 分别高

7. 59%和 14. 94%。在遮阴条件下，温麦 19 倒置茎千粒质量和穗粒数分别比正置茎高 7. 95% 和 11. 65%，豫麦 19 分别高 8. 39%和 23. 51%，兰考矮早 8 分别高8. 15%和 15. 02%。与正常天气相比，花后遮阴使倒置茎和正置茎的千粒质量显著降低，

但对穗粒数影响不明显。

3 讨 论

Mondal 等^[3]对2个水稻品种 Ratna 和 Masuri 叶片衰老方式的研究认为,在营养生长阶段,2个水稻品种叶片的衰老按照发育的先后从茎的下方依次向上衰老,但进入生殖生长后期,品种 Ratna 的旗叶先于倒二叶衰老,叶片的衰老属于非顺序衰老模式,品种 Masuri 仍然以顺序衰老模式衰老,倒二叶先于旗叶衰老,Ratna 的旗叶对粒质量影响最大,而 Masuri 的倒二叶对粒质量影响最大。³²P 示踪试验表明,叶片非顺序衰老的机理是旗叶同化物快速转运至籽粒所致,通过对旗叶喷施细胞分裂素,降低同化物转运,最终可以延缓旗叶的衰老^[15]。对有些小麦品种,在结实后期叶片衰老存在2种方式,一是顺序衰老方式,倒二叶衰老早于旗叶;二是非顺序衰老方式,旗叶衰老早于倒二叶,而且非顺序衰老茎的千粒质量高于顺序衰老茎,且非顺序衰老小麦品种的千粒质量普遍高于顺序衰老小麦品种^[2,4-6,16]。本研究具有相似的结论,即非顺序衰老茎的千粒质量和穗粒数均高于顺序衰老茎。本研究结果表明,叶片顺序衰老茎旗叶和倒二叶干物质积累量无明显差异,而非顺序衰老茎旗叶干物质积累量明显低于倒二叶;非顺序衰老茎花后地上器官同化物转运量、转运率及对籽粒的贡献率均显著高于顺序衰老茎。由此可以推断,叶片非顺序衰老可能是由于旗叶和花后地上器官同化物快速转运至籽粒所致。另外,非顺序衰老茎叶鞘、茎秆、颖稃片和穗轴的干物质积累量较多,花前地上器官同化物转运量、转运率较低,有利于维持光合器官的功能,这也是导致非顺序衰老茎籽粒质量高的原因之一。

遮阴对作物叶片生理功能和籽粒产量有显著影响。遮阴可以显著提高灌浆后期小麦旗叶的 SPAD 值,降低旗叶的干物质积累量^[12]。另有研究表明,遮阴可以降低玉米的生物产量和籽粒产量^[10],降低籽粒蔗糖合成酶、可溶性淀粉合成酶、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶和尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶及叶片磷酸蔗糖合成酶活性^[10]。灌浆期遮阴严重影响水稻的授粉、结实及籽粒充实,使籽粒充实度和充实率降低,最终导致产量降低^[17]。本研究表明,遮阴条件不能阻止叶片非顺序衰老的发生。在遮阴条件下,顺序衰老和非顺序衰老茎的叶片绿叶面积下降减慢,茎秆、颖稃片和穗轴及籽粒的干物质积累量降低,花后地上器官同化物转运量、转运率及对籽粒

的贡献率减小,最终导致小麦千粒质量降低。

[参考文献]

- [1] 杨世杰. 植物生物学 [M]. 北京:科学出版社,2000:240-241.
Yang S J. Plant biology [M]. Beijing: Science Press, 2000: 240-241. (in Chinese)
- [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 C F. Non-sequential senescence of wheat leaves [J]. Progress in Natural Science, 2009, 19(7): 711-717. (in Chinese)
- [3] Mondal W A, Choudhuri M A. Sequential and non-sequential pattern of monocarpic senescence in two rice cultivars [J]. Plant Physiology, 1984, 61(2): 287-292.
- [4] Zhang S W, Wang C F, Yao Y H. Inverse leaf aging sequence and its significance of wheat [J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(2): 207-219.
- [5] 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. (in Chinese)
- [6] 李桂显,王长发,刘雪薇,等. 小麦非顺序衰老的生物学特征研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29(3): 58-62.
Li G X, Wang C F, Liu X W, et al. Some biological characteristics of inverted senescing sequence of wheat leaves [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2011, 29(3): 58-62. (in Chinese)
- [7] 贺明荣,王振林,高淑萍. 不同小麦品种千粒重对灌浆期弱光的适应性分析 [J]. 作物学报, 2001, 27(5): 640-644.
He M R, Wang Z L, Gao S P. Analysis on adaptability of wheat cultivars to low light intensity during grain filling [J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(5): 640-644. (in Chinese)
- [8] 任万军,杨文钰,徐精文,等. 弱光对水稻籽粒生长和品质的影响 [J]. 作物学报, 2003, 29(5): 785-790.
Ren W J, Yang W Y, Xu J W, et al. Effects of low light on grains growth and quality in rice [J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 785-790. (in Chinese)
- [9] Mengel K, Judel G K. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat [J]. Crop Science, 1982, 22: 958-962.
- [10] 张吉旺,董树亨,王空军,等. 大田遮阴对夏玉米淀粉合成关键酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2008, 34(8): 1470-1474.
Zhang J W, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of shading in field on key enzymes involved in starch synthesis of summer maize [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(8): 1470-1474. (in Chinese)

活力测定的初步研究 [J]. 玉米科学,2001,9(3):12-13.

Wei J J,Li H M,Liu Z Z. Primary study on artificial doubling method of maize haploid and tests of pollen vigor [J]. Journal of Maize Sciences,2001,9(3):12-13. (in Chinese)

[6] 文 科,黎 亮,刘玉强,等. 高效生物诱导玉米单倍体及其加倍方法研究初报 [J]. 中国农业大学学报,2006,11(5):17-20.

Wen K,Li L,Liu Y Q,et al. Study on haploid inducing and doubling efficiency in maize [J]. Journal of China Agricultural University,2006,11(5):17-20. (in Chinese)

[7] 魏俊杰,张小丽,陈梅香,等. 6 叶期秋水仙素注射处理玉米单倍体的加倍效果研究 [J]. 玉米科学,2007,15(4):49-51.

Wei J J,Zhang X L,Chen M X,et al. Analysis of the results of injection treatment with colchicines in six leaf stage to maize haploid [J]. Journal of Maize Sciences,2007,15(4):49-51. (in Chinese)

[8] 曹孜义. 玉米单倍体胚性细胞无性系二倍化研究 [J]. 遗传学报,1983,10(4):274-279.

Cao Z Y. Study on maize haploid embryogenic cells for diploiaization cell clones [J]. Acta Genetica Sinica,1983,10(4):274-279. (in Chinese)

[9] 刘志增,宋同明. 玉米单倍体雌雄育性的自然恢复以及染色体的化学加倍 [J]. 作物学报,2000,26(6):947-952.

Liu Z Z,Song T M. Fertility spontaneously restoring of inflorescence and chromosome doubling by chemical treatment in maize haploid [J]. Acta Agronomica Sinica,2000,26(6):947-952. (in Chinese)

[10] 韩学莉,唐祈林,荣廷昭,等. 用 Stock6 杂交诱导的单倍体鉴定方法初探 [J]. 玉米科学,2006,14(1):64-66,69.

Han X L,Tang Q L,Rong T Z,et al. Study on identifying methods of maize haploid induced by Stock6 [J]. Journal of Maize Sciences,2006,14(1):64-66,69. (in Chinese)

[11] 陈绍江,黎 亮,李浩川,等. 玉米单倍体育种技术 [M]. 2 版. 北京:中国农业大学出版社,2012.

Chen S J,Li L,Li H C,et al. Maize haploid breeding [M]. 2nd ed. Beijing:China Agriculture University Publisher,2012. (in Chinese)

[12] 刘志增,宋同明. 玉米高频率孤雌生殖单倍体诱导系的选育与鉴定 [J]. 作物学报,2000,26(5):570-574.

Liu Z Z,Song T M. The breeding and identification of haploid inducer with high frequency parthenogenesis in maize [J]. Acta Agronomica Sinica,2000,26(5):570-574. (in Chinese)

[13] Bordes J,De Vaulx R D,Lapierre A,et al. Haploidiploidization of maize (*Zea mays* L.) through induced gynogenesis assisted by glossy markers and its use in breeding [J]. Agronomie,1997,17:291-297.

[14] Chalyk S T,Ostrovsky V V. Comparison of haploid and diploid maize (*Zea mays* L.) plants with identical genotypes [J]. Journal of Genetics and Breeding,1993,47:77-80.

[15] 岳尧海,王 敏,张志军,等. 玉米单倍体加倍效果的研究 [J]. 吉林农业科学,2011,36(5):9-12.

Yue Y H,Wang M,Zhang Z J,et al. Studies on the doubling of maize haploid [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences,2011,36(5):9-12. (in Chinese)

[16] Wan Y,Duncan D R,Rayburn A L,et al. The use of antimicrotubule herbicides for the production of doubled haploid plants from anther-derived maize callus [J]. Theor Appl Genet,1991,81(2):205-211.

(上接第 99 页)

[11] 刘 霞,尹燕萍,姜春明,等. 花后不同时期弱光 and 高温胁迫对小麦旗叶荧光特性及籽粒灌浆进程的影响 [J]. 应用生态学报,2005,16(11):2117-2121.

Liu X,Yin Y P,Jiang C M,et al. Effects of weak light and high temperature stress after anthesis on flag leaf chlorophyll fluorescence and grain fill of wheat [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2005,16(11):2117-2121. (in Chinese)

[12] 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.

Mou 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. (in Chinese)

[13] 杨俊峰,龚月桦,王俊儒,等. 旱地覆膜对小麦干物质积累及转运特性的影响 [J]. 麦类作物学报,2005,25(6):96-99.

Yang J F,Gong Y H,Wang J R,et al. Effects of film mulching on dry matter accumulation and transportation characteristics of wheat in dry land area [J]. Journal of Triticeae Crops,2005,25(6):96-99. (in Chinese)

[14] Cox M C,Qualset C O,Rains D W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat: I. Dry matter and nitrogen accumulation to grain [J]. Crop Science,1985,25(3):430-435.

[15] Arun K B,Monojit A C. Mechanism of monocarpic senescence in rice [J]. Plant Physiology,1980,65:340-345.

[16] 张嵩午. 小麦的冷温状态和逆向衰老 [J]. 中国科学基金,2011(3):148-163.

Zhang S W. Low temperature state and inverse leaf aging of wheat [J]. Bulletin of National Natural Science Foundation of China,2011(3):148-163. (in Chinese)

[17] 邓 飞,王 丽,姚 雄,等. 不同生育阶段遮阴对水稻籽粒充实和产量的影响 [J]. 四川农业大学学报,2009,27(3):265-269.

Deng F,Wang L,Yao X,et al. Effects of different-growing-stage shading on rice grain-filling and yield [J]. Journal of Sichuan Agricultural University,2009,27(3):265-269. (in Chinese)