

小麦早衰及氮素调控机理

李鑫, 高娣, 康建宏, 坚天才, 吴宏亮*

(宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要:近年来,全球气候变暖趋势日益明显,极端天气频发,环境胁迫成为制约小麦栽培的重要因素之一。小麦属喜凉作物,当灌浆期遭遇高温胁迫时,会导致生理生化功能紊乱,进而影响产量。本文对高温引起小麦早衰的生理指标变化以及分子机理进行了概述,最后阐述了合理的氮肥运筹对小麦叶片早衰及产量和品质调控的内在机理。为今后研究氮素运筹在小麦生产中的作用,最终实现小麦高产、稳产提供理论依据和技术支撑。

关键词:小麦;早衰;高温;氮素调控

中图分类号:S311

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2024)06-0039-06

Analysis of Premature Senility of Wheat and Nitrogen Regulation Mechanism

LI Xin, GAO Di, KANG Jianhong, JIAN Tiancai, WU Hongliang*

(Agronomy of college, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: These recent years have witnessed an increasingly obvious trend of global warming, which leads to frequent extreme climates. Environmental stress has become one of the important factors restricting high-yield cultivation of high-quality wheat. Physiological and biochemical functions of wheat, adapted to cool climate, will be messed up under the influence of high temperature stress during the pustulation period, which can further affect its grain yield. This paper analyzes changes of wheat's physiological indexes caused by high temperature and its molecular mechanism leading to premature senility respectively. Then, this paper explains how reasonable nitrogen fertilizer management control and regulate wheat leaf senescence, its yield and quality, which can provide theoretical basis and technical support for further researches on functions of nitrogen management in improving wheat production and for the final realization of high-quality and safe production of wheat with high and stable yield in the future.

Key words: Wheat; Premature aging; High temperature; Nitrogen management

小麦(*Triticum aestivum* L.)作为我国第二大粮食作物,对国家粮食安全起着至关重要的作用,高产优质小麦生产是国民生活水平提高的重要保障。近年来,由于大量温室气体排放导致全球气温不断上升,干热风等不良天气频发,温度胁迫已经成为影响小麦生产的主要逆境因素。温度过高或过低均会导致小麦停止灌浆,籽粒干瘪、粒重降低,最终造成产量下降,品质降低^[1]。

衰老是植物有机体各组织、各器官生理功能的衰退,是植株在发育过程中由外部环境和内部遗传因素共同协作的结果^[2]。早衰是作物在一定生育进程中部分组织生理生化功能提前进入衰老

状态,并出现叶片黄化、光合作用过早停止、植株过早死亡的现象^[3],从而严重影响作物的产量和品质,给农业生产带来重大损失。当作物群体处于逆境胁迫条件时,衰老过程加速,产量和品质显著降低。在小麦生产中,遭遇高温等逆境胁迫,会使小麦提前进入衰老状态,最终导致籽粒形成空秕皱缩,产量降低。因此,早衰是目前农业生产中亟待解决的问题之一。

大量研究表明,合理的栽培技术是减轻逆境胁迫的重要途径^[4]。氮素作为小麦生产中最活跃的营养元素,施用氮肥能够有效提高作物产量,但氮肥施用不当则会导致农用地地下水污染严重、肥料利用率降低、产量积累受阻、经济效益低下等负面影响^[5]。因此,合理施用氮肥在农业生产中尤为重要,不仅能够有效增加小麦产量,而且有助于减少环境污染,最终达到增产增效的目的。

收稿日期:2024-03-26

基金项目:国家自然科学基金项目(31860352)

作者简介:李鑫(1994-),女,硕士,主要从事作物生态生理方面的研究。

通信作者:吴宏亮,男,博士,副教授,E-mail: nxuwu@163.com

1 高温引起小麦早衰的生理变化

1.1 对光合作用及叶绿素含量的影响

光合作用是作物生长发育的基础,也是产量形成的重要因素。叶片作为光合作用的重要器官,其绿叶面积和光合效率对光合作用起决定性作用。经高温胁迫后,光合系统中的生物膜被破坏,细胞膜通透性增加,与光合有关的各种酶失活^[6],小麦叶片光合效率受到严重影响,光合速率降低。小麦光合速率的降低主要是由于外界环境中空气相对湿度下降,气孔关闭,CO₂供应及扩散受阻,内部酶活力下降导致的,最终对光合速率产生影响。当高温胁迫时间较长时^[7],植株的光合性能受到不可逆的破坏,并且高温胁迫对低位叶片光合速率的影响较大。籽粒灌浆期遭遇高温胁迫会使小麦出现早衰现象,最明显的变化就是叶片由绿变黄,进而干枯、萎蔫,使得光合速率下降,同时植株衰老程度随着胁迫时间的推进愈发严重^[8]。

随着植株衰老的推进,叶绿素加速分解,叶片干枯萎蔫,因此叶绿素含量的高低可以作为判断叶片衰老程度的重要指标。在小麦生育过程中,旗叶叶绿素的含量在开花前持续增加并达到最大值,之后便呈现下降趋势,且在灌浆的中后期下降速度达到最大^[9]。早衰小麦品种的绿叶持续期较短,叶片中的叶绿素含量、含氮量及光合速率下降较早,叶片结构提前解体,较早进入光合高峰期和灌浆高峰期^[10]。因此,早衰小麦品种减产的主要原因是花后旗叶叶绿素缓降期和叶面积高值持续期缩短,造成叶片光合作用减弱,籽粒灌浆时间缩短,灌浆速率降低,产量下降。

1.2 对保护酶活性的影响

造成植物叶片早衰的因素众多,其中之一是由于活性氧伤害所致,具体伤害表现为:损害细胞、保护酶活性降低、DNA结构的破坏以及膜脂过氧化程度加深^[11]。正常情况下,作物细胞内能产生活性氧,并且存在活性氧清除系统,维持细胞内活性氧的产生和消除处于动态平衡状态^[12]。当作物处于逆境条件时,这种动态平衡被打破,活性氧积累量增加,膜脂过氧化程度加剧,从而使作物受到伤害^[13]。有研究表明,在花后进行高温胁迫时,会造成超氧化物歧化酶、过氧化氢酶活性降低,MDA含量增加,抗氧化酶系统失衡,进一步导致代谢失调^[14]。植物衰老可以看作是活性氧代谢平衡被打破,具体表现为活性氧的大量产

生和酶促防御系统功能减弱,膜脂过氧化程度加深^[15],同时膜脂过氧化的最终产物MDA的含量会随着植株衰老呈直线上升趋势。研究发现MDA含量的多少和植株衰老程度呈显著正相关关系^[16]。当植株生长进入衰老阶段,可溶性蛋白质含量、叶绿素含量以及净光合速率均呈下降趋势,POD活性及丙二醛含量则明显增加^[17]。

1.3 对蛋白质含量的影响

可溶性蛋白调控和促进植物的代谢活动,是蛋白质组分中最为活跃的一部分,其含量的高低可以直接反映植物组织代谢的活力大小。一般来说,在植物成熟组织中蛋白质含量较为稳定,处于平衡状态,这是由于合成及分解两种状态共同作用形成的,但随着植株衰老进程的推进,这种平衡状态极易被打破,具体表现为蛋白质的加速降解,合成能力受阻^[18]。在植株衰老过程中,蛋白质降解是其主要特征之一,并且相较于叶绿素的分解,蛋白质含量的下降时期更早^[19]。蛋白质降解和蛋白酶活性的升高是叶片衰老的显著特征^[20],可以及时反映植株的衰老问题。经高温处理后,植株各组织器官中的可溶性蛋白含量下降明显^[21],由于高温胁迫引起植株提前衰老,叶片中蛋白质合成和降解的平衡状态被打破,合成速度低于分解速度,最终导致其含量降低^[22]。

1.4 对渗透调节物质的影响

渗透调节物质作为植物在逆境胁迫时产生的一类抵御不良环境的抗逆性物质,当植株处于逆境条件时,会产生一系列适应性反应,即脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质加速积累,同时植物组织的含水量降低,进而提高植株本身的抗逆性^[23]。在植株生育进程中,可溶性糖含量的降低会直接导致衰老进程的加快^[24]。高温胁迫后易导致可溶性糖含量、脯氨酸含量显著增加,同时细胞膜的通透性增加,渗透调节物质含量增加,细胞浸出液的电导率增加^[25]。当小麦生长发育处于衰老过程时,植物叶片细胞的浸出液电导率显著升高,并且叶片衰老速度与浸出液电导率呈显著正相关关系,当叶片衰老进程加快时,电导率相较于正常生长发育阶段高出10~20倍^[26]。

2 早衰的分子机理研究

植物的衰老不仅与各种环境因子的影响有关,而且受到内部基因的表达调控,即衰老相关基因(SAGs)或衰老特定基因(SSGs)表达的结果,主要包括叶绿素分解、蛋白质降解、核酸降解、激素

代谢、氮代谢等相关基因。

2.1 早衰对叶片基因表达的影响机理

叶片是植物产量形成的基础,也是植物衰老最敏感的器官之一。叶片在衰老过程中,mRNA翻译产物的组分发生改变,同时与衰老相关的基因(SAGs)如:核糖核酸酶、编码蛋白酶以及降解过程中伴随产生的系列基因和转录因子均在这一时期大量表达^[27]。相关研究表明,目前在水稻中已存在132个SAGs基因,并且在水稻的染色体中明显分布^[28]。叶片衰老是植物体抵御不良环境条件的主动选择过程,当遭遇衰老等逆境胁迫时,会加速细胞中RNA含量的下降,同时许多基因终止表达,生育进程结束^[29-30]。随着叶片衰老进程的推进,多数叶片的mRNA丰度明显下降,多数基因下调表达,叶绿体的部分功能丧失,导致代谢率降低^[31]。在小麦衰老过程中,会导致植物叶片细胞分裂素停止合成,加速叶片衰老进程,野生二粒小麦中的NAC家族转录因子促使营养器官中Zn、Fe元素及蛋白质运送到生殖器官中,导致营养器官的逆境胁迫,从而加速衰老^[32]。DNA甲基化可用作监测叶片衰老的分子标记物^[33],衰老相关基因的表达与组蛋白乙酰化以及组蛋白N-末端氨基酸的甲基化有关,并调控着叶片的衰老进程^[34]。有关研究发现,拟南芥*ore4-1*突变体中只有部分功能,其代谢率的降低可能会使更小的氧化胁迫发生^[35]。

2.2 灌浆期高温导致早衰的分子机理

环境条件的改变引起早衰的分子机理研究较少。研究表明,与千粒重形成有关的基因在籽粒灌浆期有较高的表达,并表现出较高的酶活性^[36]。小麦灌浆期遭遇高温胁迫,导致代谢强度降低、叶绿体受到氧化损伤,植株光合作用受到抑制,干物质积累减少^[37]。一般来说,热休克蛋白基因的表达能够更好地抵抗高温胁迫,保护蛋白质免受热诱导的损伤。水稻灌浆初期在高温胁迫条件下,与逆境胁迫有关的基因和与生物合成有关的蛋白质上调表达,充实籽粒、合成储藏物质及形成淀粉有关的基因下调表达,进而导致水稻籽粒充实度降低,产量下降^[38]。

2.3 调控衰老可能存在的因子

引起植物衰老的分子机理非常复杂,植物在衰老过程中体内似乎存在一种自我保护机制,使自身不受外界环境因子损伤,维持自身活力,保证衰老细胞充分利用自身组分^[8]。有关植物叶片衰老的转录因子众多,其中包含NAC和WRKY两

大家族。研究发现,在拟南芥中,NAC家族成员远超100个,并且在植物自然衰老过程中有将近1/5家族成员的表达量上升^[39]。一般来说,NAC转录因子参与植物叶片衰老的调控方式表现为正调控,只有极少数转录因子ONAC106以及DRL1为负调控方式^[40]。WRKY作为衰老基因的第二大家族,在植物衰老机制研究及抗逆性方面起着至关重要的作用,并且在众多物种研究中均得到验证^[41]。利用RNAi技术对转录因子AtWRKY53、*os-myb102*敲除后,植株早衰现象严重^[42];相反,当敲除转录因子AtWRKY70时,会延缓植株衰老进程^[43]。对拟南芥幼叶、成熟叶、衰老叶的基因表达研究发现,转录因子AtWRKY4、AtWRKY6、AtWRKY7和AtWRKY11在成熟叶及衰老叶中的表达量显著大于幼叶,其中AtWRKY6表达量与叶片衰老之间具有显著相关关系,且衰老叶片中表达量达到最大^[44]。对WRKYs的转录组学和遗传学的研究表明,WRKY转录因子是小麦叶片衰老的一种重要调节因子,在叶片衰老过程中上调表达^[45]。通过对拟南芥和番茄的试验研究发现,CTK、生殖库、ETH、光合产物及其他代谢产物水平均是衰老相关基因表达调控的重要信号^[46]。

3 氮素调控高温引起植株早衰的研究

3.1 氮肥运筹对小麦旗叶衰老的影响

旗叶是小麦的主要功能叶片,延缓小麦旗叶的衰老是提高小麦产量的重要途径,对灌浆期籽粒形成具有积极意义。一般来说,适当的氮肥后移可延缓叶绿素的降解速度^[47],使植株体内的保护酶活性保持在较高水平,从而延缓功能叶片的衰老,提高光合生产力,促进干物质有效积累,最终形成较高产量^[48]。适当减少基肥施用,增加后期追肥可以增加后期叶绿素含量,提高NR活性,减少MDA含量,增强叶片净光合速率,防止叶片早衰^[49-50]。研究发现,50%氮肥作基肥,拔节期再追施50%,可有效延长灌浆期小麦旗叶高值持续时间,促进干物质积累和产量形成^[51]。同时细胞分裂素和氮素的相互作用可使叶片长时间保持光合作用,获得更高的光合速率,在叶面喷施6-BA能使小麦植株通过调节内源激素和旗叶的衰老过程,促进籽粒物质的转移,有利于小麦产量的积累和品质的提高^[52]。

3.2 氮肥运筹对小麦产量和品质的影响

小麦灌浆期遭受高温胁迫会导致早衰,合理的农艺措施能够延缓植物早衰。在生产上,施用

氮肥对延缓小麦早衰的效果最为明显^[53-54]。适宜的氮肥施用量是实现小麦高产稳产的重要举措^[55],合理氮肥运筹机制对调控小麦花后高温胁迫有着重要意义。

3.2.1 合理的氮肥施用量

氮素营养与小麦产量和品质紧密相关,氮肥对小麦产量和蛋白质含量均有调节作用,合理施用氮肥能有效地提高小麦的产量和品质^[56-57]。大气中CO₂浓度升高会直接导致氮素供应能力下降,需要通过增施氮肥来满足植物正常生长发育的需求。氮肥施入量过多或过少均会影响植株对氮肥的有效利用,不利于作物产量的提高,氮肥的过量施用不仅会造成资源浪费,也会加剧环境的污染^[58]。因此,应结合实际适量施入氮肥,提高氮肥利用率^[59-60]。通过农艺实践有效管理氮肥的使用,优化这种有价值的常量营养素的消耗^[61],利用长效的氮肥施用机制来获得较高产量,对农业生产的可持续性至关重要^[62]。适当增施氮肥可以有效缓解高温的减产效应^[63],随田间施氮量的增加会放大开花后连续高温对小麦穗粒数和千粒重及产量的负面影响^[64],在一定范围内增施氮肥,则能够促进小麦地上部干物质的积累,提高干物质的转移量和转移率^[65]。

3.2.2 合理的追氮时期

合理的氮素营养可以提高NR的活性,促进氮代谢,降低蛋白酶和核酸酶活性,从而延缓小麦旗叶的衰老^[66]。不同时期追施氮肥对小麦籽粒产量变化具有调节作用,在适宜的生育时期追施氮肥,能够有效地提高小麦产量并改善品质。

目前对氮肥追施后移能否缓解花后高温危害的研究结论并不一致。有研究认为,开花期追氮难以缓解高温在产量和品质方面的逆境伤害作用^[67],也有学者提出在施氮量一致的情况下,与起身期、拔节期、开花期追氮相比,孕穗期追氮的小麦籽粒产量最高,穗数最多,而穗粒数仅次于拔节期追氮,千粒重也最高^[68]。还有研究表明,抽穗期施氮会影响淀粉的性质^[69]。此外,在施用钾素一致的情况下,拔节期追施氮肥能有效促进植株和籽粒中的氮积累量、氮素转移量及贡献率,进而提高小麦产量^[70]。

3.2.3 合理的氮肥基追比

当施氮量为240 kg/hm²,基肥追肥比例1:1时,小麦较易达到超高产水平^[71],只有在适宜的施肥量和比例范围内,才有利于小麦产量的有效积累,达到高产稳产优质高效的目标,过量施用氮

肥会造成氮肥利用率降低和环境污染等问题^[72]。但在高温胁迫条件下,需增加追氮比例(由50%增加到70%)才可以提高籽粒千粒重,并能在一定程度上有效缓解高温对小麦的不利影响,对于穗数和穗粒数的增加则有明显抑制作用^[73-74]。研究发现,在拔节期适当增加追氮比例,能显著提高籽粒千粒重及产量,对高温胁迫后产量的降低有较好的缓冲作用,但是氮肥追施比例对籽粒品质无明显影响^[75]。

制定合理的氮肥运筹机制,科学施肥能有效提高抗氧化酶活性,延缓小麦功能叶片衰老进程,缓解高温危害,提高小麦粒重和产量^[76-78],但有关氮素调控高温早衰的生理生化机理和分子机制尚无深入研究。因此,有关氮肥运筹对调控高温早衰的响应机理也有待深入研究。

4 小 结

综上所述,小麦是我国重要的粮食作物,其高产优质高效的栽培技术对提高我国粮食总量和保障粮食安全尤为重要。然而实际生产中,小麦产量极易受到外部环境因素、种植模式和施肥手段的影响而出现早衰,其中温度是导致小麦早衰最为活跃的因子。小麦受高温胁迫出现早衰时,其机体内部会出现大量变化,如保护酶活性降低、蛋白酶活性增加、核酸酶活性增加,MDA、O₂⁻在细胞中大量积累,从而出现叶绿素含量降低、可溶性蛋白含量降低、核酸含量降低、光合作用减弱、生物膜被破坏等现象。此外,高温胁迫导致的早衰还伴随有分子水平的调控,如高温胁迫条件下,小麦体内与叶绿素合成、蛋白质合成、激素代谢、氮代谢等相关的基因表达下调,从而导致叶绿素含量、蛋白质含量、核酸含量、抗氧化酶活性降低。合理的施氮量、氮肥基追比、追氮时期等能够抵御高温胁迫,减缓早衰进程,提高叶绿素高值持续时间,增加有机物的积累和转移,提高千粒重和产量。

大量研究表明,高温胁迫会导致早衰出现,合理的氮肥运筹能够减缓高温胁迫造成的影响,然而目前温度和氮肥对小麦早衰的影响缺乏分子水平深入研究。另外,合理的氮肥运筹对高温胁迫的缓解作用的研究中,只局限于一定范围,面对现代化信息化农业的迅速发展,当下需要更为精准的施肥措施,以满足农田信息化管理的需要。因此,后续研究应当侧重于挖掘更多早衰的分子机制,并且对氮肥运筹进行合理化和精确化的管理。

参考文献:

- [1] 刘永环,贺明荣,王晓英,等.不同氮肥基追比例对高温胁迫下小麦籽粒产量和品质的影响[J].生态学报,2009,29(11):5930-5935.
- [2] 徐爱东.谈谈植物的衰老[J].生物学通报,1999,34(8):27-28.
- [3] 丁世琪,吴洪恺.植物早衰的分子机理研究进展[J].杂交水稻,2011,26(5):1-5.
- [4] 晋鹏宇,赵鑫,赵丽晓,等.芽苗期低温对玉米生长的影响及抗逆栽培措施[J].华北农学报,2012,27(S1):139-143.
- [5] 高娣,吴宏亮,刘根红,等.不同追氮时期对花后高温胁迫下春小麦旗叶蛋白质和核酸代谢的影响[J].农业科学研究,2020,41(3):21-25.
- [6] 王晨阳,郭天财,阎耀礼,等.花后短期高温胁迫对小麦叶片光合性能的影响[J].作物学报,2004,30(1):88-91.
- [7] 慕宇,米美多,孙立影,等.氮肥基追比对花后高温胁迫的春小麦光合特性影响[J].西南农业学报,2017,30(5):1027-1034.
- [8] Vicky B W. The molecular biology of leaf senescence[J]. Journal of Experimental Botany, 1997,48(2): 181-199.
- [9] 魏道智,宁书菊,林文雄.小麦根系活力变化与叶片衰老的研究[J].应用生态学报,2004,15(9):1565-1569.
- [10] 许强.冬小麦不同衰老类型生理特性的差异—小麦衰老特性研究之一[J].宁夏农学院学报,1996,17(3):52-58.
- [11] Hodges D M, Andrews C J, Johnson D A, et al. Antioxidant compound responses to chilling stress in differentially sensitive inbred maize lines[J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98(4): 682-692.
- [12] Iturbe-Ormaetxe I, Escuredo P R, Arrese-Igor C, et al. Oxidative Damage in Pea Plants Exposed to Water Deficit or Paraquat [J]. Plant Physiology, 1998, 116(1): 173-181.
- [13] 高茂盛,廖允成,尹振燕,等.麦秸还田对隔茬冬小麦根系及叶片衰老的影响[J].西北植物学报,2007,27(2):303-308.
- [14] 郭峰,万书波,王才斌,等.麦套花生产量形成期固氮酶和保护酶活性特征研究[J].西北植物学报,2007,27(2):309-314.
- [15] 高春琦.伴生小麦延缓黄瓜叶片衰老的生理及分子机理[D].哈尔滨:东北农业大学,2014.
- [16] 吴先华. T1BL. 1RS 易位对小麦性状的影响和小麦品种川农 17 的抗衰老特性研究[D].雅安:四川农业大学,2006.
- [17] Li H, Wang G, Liu S, et al. Comparative changes in the antioxidant system in the flag leaf of early and normally senescing near-isogenic lines of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(7): 1109-1120.
- [18] 郭改玲.春小麦衰老特性与氮肥调控的研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2006.
- [19] 邢更生,周功克,李志孝,等.渗透胁迫对山豆根幼苗 H₂O₂ 及毒素积累的影响[J].植物生理学报,2001,27(1):5-8.
- [20] 王伟.黄瓜衰老过程中叶绿素降解相关酶基因 cDNA 片段的克隆与表达初步研究[D].广州:华中农业大学,2011.
- [21] 王月福,于振文,李尚霞,等.氮素营养水平对小麦旗叶衰老过程中蛋白质和核酸代谢的影响[J].植物营养与肥料学报,2003,9(2):178-183.
- [22] 李亚婷,朱荣,李昱,等.小麦早衰研究综述[J].农业科学研究,2015,36(3):57-62.
- [23] Wang G P, Zhang X Y, Li F, et al. Erratum to: Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance to drought and heat stress in wheat leaves in the protection of photosynthesis[J]. Photosynthetica, 2010, 48(2): 302-312.
- [24] 刘萍.花后高温对不同类型专用小麦品质形成的影响及其生理机制[D].扬州:扬州大学,2006.
- [25] 郭启芳,吴耀领,王玮.干旱、高温及共胁迫下不同小麦品种的生理生化响应差异[J].山东农业科学,2014,46(11):32-38.
- [26] 韦婷婷,杨再强,王明田,等.高温与空气湿度交互对花期番茄植株水分生理的影响[J].中国农业气象,2019,40(5):317-326.
- [27] Zentgraf U, Doll J, Rieister L. Live and Let Die: The Core Circadian Oscillator Coordinates Plant Life History and Pilots Leaf Senescence[J]. Molecular Plant, 2018,11(3): 351-353.
- [28] Yan H, Liang J L, Zhi H Z, et al. Identification and Comparative Analysis of Premature Senescence Leaf Mutants in Rice (*Oryza sativa* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(1): 29301377.
- [29] Ryun W H, Ung L, Whan C S, et al. Molecular Genetic Analysis of Leaf Senescence in Arabidopsis[J]. Korean Journal of Plant Tissue Culture, 2000, 27(4): 259-268.
- [30] Skiry C Z, Aleksand R A, De B, et al. Developmental Stage Specificity and the Role of Mitochondrial Metabolism in the Response of Arabidopsis Leaves to Prolonged Mild Osmotic Stress [J]. Plant Physiology, 2010, 152(1): 226-244.
- [31] Munné-bosch S, Alegre L. Plant aging increases oxidative stress in chloroplasts[J]. Planta, 2002, 214(4): 608-615.
- [32] Fabio C, Stefano T, Paola C, et al. DNA methylation dynamics in aging: how far are we from understanding the mechanisms? [J]. Mechanisms of Ageing and Development, 2017, 41(3): 21-25.
- [33] 杨同文,李成伟.植物叶片衰老的表观遗传调控[J].植物学报,2014,49(6):729-737.
- [34] Gan S, Amasino R M. Inhibition of Leaf Senescence by Auto-regulated Production of Cytokinin[J]. Science, 1995, 270(5244): 1986-1988.
- [35] Uauy C, Distelfeld A, Fahima T, et al. A NAC Gene Regulating Senescence Improves Grain Protein, Zinc, and Iron Content in Wheat[J]. Science, 2006, 314(5803): 1298-1301.
- [36] Farooq M, Bramley H, Palta J A, et al. Heat Stress in Wheat during Reproductive and Grain-Filling Phases[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2011, 30(6): 491-507.
- [37] Kumar R , Mukherjee S , Ayele B T. Molecular aspects of sucrose transport and its metabolism to starch during seed development in wheat: A comprehensive review[J]. Biotechnology Advances, 2018, 36(4): 954-967.
- [38] 廖江林.水稻响应灌浆初期高温的转录组和蛋白质组研究[D].南昌:江西农业大学,2011.
- [39] Guo Y, Gan S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence[J]. The Plant Journal, 2006, 46(4): 601-612.

- [40] Zhu Z, Li G, Yan C, et al. DRL1, Encoding A NAC Transcription Factor, Is Involved in Leaf Senescence in Grapevine[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(11): 2678.
- [41] Gu L, Wei H, Wang H, et al. Characterization and functional analysis of GhWRKY42, a group IId WRKY gene, in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. BioMed Central, 2018, 19(1): 48.
- [42] Weilan P, Suk-hwan K, Byoung-doo L, et al. Rice transcription factor OsMYB102 delays leaf senescence by down-regulating abscisic acid accumulation and signaling[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(10): 2699-2715.
- [43] Rongrong G, Hengbo Q, Jiao Z, et al. The Grape V1WRKY3 Gene Promotes Abiotic and Biotic Stress Tolerance in Transgenic Arabidopsis thaliana[J]. Frontiers in plant science, 2018, 9: 545-545.
- [44] Buchanan-wollaston V, Ainsworth C. Leaf senescence in *Brassica napus*: cloning of senescence related genes by subtractive hybridisation[J]. Plant Molecular Biology, 1997, 33(5): 181-199.
- [45] Zhang H, Zhao M, Song Q, et al. Identification and function analyses of senescence-associated WRKYs in wheat[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2016, 474(4): 761-767.
- [46] Guo Y, Cai Z, Gan S. Transcriptome of Arabidopsis leaf senescence[J]. Plant Cell & Environment, 2004, 27(5): 521-549.
- [47] 张衍华, 毕建杰, 王琦, 等. 施肥对不同品种小麦光合速率及叶绿素含量的影响[J]. 山东农业科学, 2007, 39(1): 77-78.
- [48] 李春喜, 姜丽娜, 代西梅, 等. 小麦氮素营养与后期衰老关系的研究[J]. 麦类作物学报, 2000, 20(2): 39-41.
- [49] 姚战军, 杨玉锋, 郭天财. 氮肥运筹对小麦旗叶光合生理性状调控的研究[J]. 广东农业科学, 2012, 39(2): 57-59.
- [50] 姜丽娜, 郑冬云, 王言景, 等. 氮肥施用时期及基追比对豫中地区小麦叶片生理及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(1): 149-153.
- [51] 王蔚华, 郭文善, 封超年, 等. 氮肥运筹对小麦花后剑叶衰老及籽粒发育的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2002, 23(4): 61-65.
- [52] Luo Y, Tang Y, Zhang X, et al. Interactions between cytokinin and nitrogen contribute to grain mass in wheat cultivars by regulating the flag leaf senescence process[J]. The Crop Journal, 2018, 6(5): 538-551.
- [53] 解树斌, 曹新有, 刘建军, 等. 高温与干热风对小麦的影响及其防控措施[J]. 山东农业科学, 2013, 45(3): 126-131.
- [54] 封超年, 郭文善, 施劲松, 等. 小麦花后高温对籽粒胚乳细胞发育及粒重的影响[J]. 作物学报, 2000, 26(4): 399-405.
- [55] 李姗姗, 赵广才, 常旭虹, 等. 追氮时期对强筋小麦产量、品质及其相关生理指标的影响[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(3): 461-465.
- [56] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 氮素营养水平对小麦开花后碳素同化、运转和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(2): 55-59.
- [57] 戴廷波, 孙传范, 荆奇, 等. 不同施氮水平和基追比对小麦籽粒品质形成的调控[J]. 作物学报, 2005, 31(2): 248-253.
- [58] Paul M J, Foyer C H. Sink regulation of photosynthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(360): 1383-1400.
- [59] 曹倩. 密度、氮肥互作对小麦产量及氮素利用效率的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
- [60] 李升东, 王法宏, 司纪升, 等. 氮肥管理对小麦产量和氮肥利用效率的影响[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 403-407.
- [61] Malcolm J, Hawkesford. Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production[J]. Journal of Cereal Science, 2014, 59(3): 276-283.
- [62] Gugava E, Korokhashvili A. Technologies for obtaining nitrogen fertilizers prolonged effect in wheat[J]. Annals of agrarian science, 2018, 16(1): 22-26.
- [63] 杨军, 余秋英, 陈小荣, 等. 氮肥和高温对早稻淦鑫203产量、SPAD值及可溶性糖含量的影响(英文)[J]. Agricultural Science & Technology, 2016, 17(2): 385-390.
- [64] 姚仪敏, 王小燕, 陈建珍, 等. 灌浆期增温对小麦籽粒结实及品质的双向效应及与施氮量的关系[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(6): 860-866.
- [65] 牛巧龙, 曹高焱, 万鹏, 等. 氮肥施用量对强筋和弱筋小麦干物质积累及灌浆速率的影响[J]. 天津农学院学报, 2017, 24(3): 1-5.
- [66] 刘春梅, 王孟雪, 孙海燕, 等. 施氮水平对芸豆叶片氮代谢酶活性和氮吸收及营养品质的影响[J]. 东北农业科学, 2020, 45(3): 16-21.
- [67] 张宾. 高温下花后氮素供求关系改变对小麦籽粒产量和品质的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [68] 杨丽娟, 蒋志凯, 盛坤, 等. 氮肥追施时期对强筋小麦产量和面粉品质的影响[J]. 中国农学通报, 2015, 31(6): 26-30.
- [69] Tang S, Zhang H, Liu W, et al. Nitrogen fertilizer at heading stage effectively compensates for the deterioration of rice quality by affecting the starch-related properties under elevated temperatures[J]. Food Chemistry, 2019, 277: 455-462.
- [70] 郭明明, 赵广才, 郭文善, 等. 追氮时期和施钾量对小麦氮素吸收运转的调控[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(3): 590-597.
- [71] 黄严帅. 氮肥用量和运筹对不同类型专用小麦产量形成及氮素吸收利用的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2004.
- [72] 马巍, 齐春艳, 刘亮, 等. 氮肥减量后移对超级稻吉粳88氮素利用效率及产量的影响[J]. 东北农业科学, 2016, 41(1): 23-27.
- [73] 吴翠平. 高温胁迫下不同氮肥运筹对冬小麦籽粒产量及品质的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [74] 刘永环. 应对小麦灌浆期高温胁迫品质劣化效应的氮肥运筹模式研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2008.
- [75] 周奇, 赵永敢, 张存岭. 氮肥基追比和追肥时期对小麦产量的影响[J]. 安徽农学通报, 2009, 15(3): 92-95.
- [76] 赵晶晶. 花后高温胁迫下不同施氮量对春小麦产量形成的影响机理[D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [77] 孙立影. 花后高温胁迫下氮肥基追比对春小麦淀粉品质和产量形成的机理研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [78] 米美多, 慕宇, 代晓华, 等. 花后高温胁迫下不同施氮量对春小麦抗氧化特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(1): 52-56.

(责任编辑: 范杰英)