

春播コムギ 2 品種の乾物生産特性の遮光に対する反応の差異

永尾浩司¹⁾・高橋肇^{*2)}・中世古公男¹⁾

(¹⁾北海道大学・²⁾山口大学)

要旨: 本試験では、群落内での光の透過分布が大きく異なるコムギ 2 品種（ハルユタカと農林 61 号）について、開花前および開花後での遮光処理が乾物生産特性に及ぼす影響について調査した。子実収量は、ハルユタカが遮光処理により無処理区に比べて 13—15% 低下したのに対して、農林 61 号では遮光処理により 32—34% 低下した。このことは、全乾物重がハルユタカと農林 61 号で遮光処理によりそれぞれ 11—13% と 27—32% 低下したことによる。ハルユタカは日射不足条件での乾物生産量の低下程度が農林 61 号に比べて小さいことが明らかとなった。この際、葉身の窒素含有率は、ハルユタカでは第 2 葉と第 3 葉で開花前遮光処理により乳熟期（処理終了後）に無処理区より高い値を示したもの、農林 61 号では遮光処理による影響が認められなかった。さらに、葉身の可溶性炭水化物の日中増加量は、ハルユタカでは遮光処理により乳熟期に無処理区とほぼ同様あるいはそれ以上の値を示したもの、農林 61 号では遮光処理により乳熟期に無処理区よりも低い値を示した。これらの結果から、ハルユタカは遮光処理終了後、群落での光合成生産量が高まったものの、農林 61 号ではそのような変化がみられなかつたものと推察された。

キーワード: 可溶性炭水化物、乾物生産、群落構造、遮光処理、窒素含有率、春播コムギ品種。

植物群落に対する遮光処理は、一般に、群落に対して投下される光合成有効放射量を減じ、個体群の生長速度を低下させることで全乾物重ならびに収量を低下させる。コムギにおいても、遮光処理が日射量の不足により個体群の生長速度を低下させると報告されている (Fischer 1985, Puckridge and Ratkowsky 1971, Stockman ら 1983, 王・中世古 1986)。このような中、Jedel and Hunt (1990) は、遮光処理による全乾物重ならびに子実収量の低下程度がコムギ 2 品種間で異なることを報告しており、遮光処理が必ずしも日射量の不足と比例して一様に乾物生産量を低下させるものではないことを示唆した。一方、王・中世古 (1986) は、コムギの出穂前に遮光処理をした結果、処理区において処理終了後に個体群生長速度および純同化率が高まったことを報告しており、全乾物重あるいは子実収量に対する遮光処理の効果は、必ずしも処理期間中の日射不足による乾物生長速度の低下という現象だけでは説明できないようである。

そこで本試験では、群落内での光の透過分布が大きく異なる 2 品種を供試し (Takahashi and Nakaseko 1993)，遮光処理がこれら 2 品種の乾物生産特性に及ぼす影響について処理終了後の効果をも含めて調査した。

材料と方法

試験は、1994 年に北海道大学農学部附属農場で行った。供試品種として北海道で育成されたハルユタカおよび九州で育成された農林 61 号を用いた。北海道での栽培試験の結果、ハルユタカは穂および止葉葉身の表面積が大きく、群落に投下された PAR の 68% を止葉を含むより上位の器官で吸収する群落構造をもち、農林 61 号は穂および止葉の表面積が小さく、PAR の 59% を上位の器官で吸収

するにすぎず、41% を第 2 葉および第 3 葉の位置する群落下層部へと透過させる群落構造をもつことが明らかにされている (Takahashi and Nakaseko 1993)。播種は、5 月 9 日に 5 cm 間隔に 1 粒ずつ種子を梱包したシードテープを 1 本あるいは 2 本ずつ 5 cm 間隔で播種床に埋め込むことにより行い、出芽後 3 葉期に間引きして 1 本立てとした (400 個体 m^{-2} , 5 cm × 5 cm の正方形植え)。肥料は麦類 4 号を用い、N 9.0, P₂O₅ 15.0, K₂O 7.5 kg 10 a⁻¹ の割合で全量基肥として施用した。生育期間中、殺虫剤、殺菌剤を適宜散布した。

実験は 3 反復乱塊法とし、無処理区の他に遮光処理区として、止葉展開期から開花期までの開花前遮光区および開花期から乳熟期までの開花後遮光区を設けた。遮光処理は群落上部から約 30 cm の位置に寒冷紗 (70% 遮光；投下光の 70% を遮蔽し、30% を透過する) を設置することにより行った。なお、子実を指で押し潰し、乳白色の液体が出てくる状態を乳熟期とし、各区内に 0.5 m × 0.5 m (100 個体) のサンプリング用サブプロットを設けた。

調査は、開花前遮光区の処理開始日 (止葉展開期) の前日、開花前遮光区の処理終了日 (開花期) の翌日 (開花後遮光区の処理開始日の翌日) および開花後遮光区の処理終了日 (乳熟期) の翌日の早朝 (5:00 am) と夕方 (5:00 pm) に各区に設けたサンプリング用サブプロットから代表的な 10 個体を抜き取り、葉身 (止葉、第 2 葉、第 3 葉および下位葉) を 100°C で 30 分、70°C で 48 時間通風乾燥させた後、乾物重を測定した。さらに、試料をボールミルで粉碎し、アンスロン硫酸法 (Yemm and Willis 1954) により可溶性炭水化物含有量、ケルダール法により窒素含有率を測定・算出した。また、窒素含有率については成熟期にも測定した。可溶性炭水化物含有量については、夕方

1998 年 9 月 24 日受理。*連絡責任者 (〒753-8515 山口市山口大学農学部。tadashi@agr.yamaguchi-u.ac.jp)。

から早朝の値を差し引き、日中増加量（早朝と夕方との差）を算出した。なお、調査日はいずれも晴天であり、日射量も 18 MJ m^{-2} 以上であった。一方、開花期に各反復の代表的な 10 個体にラベルをつけ、連日その個体の稈（地際から穂首まで）の長さを測定して稈伸長停止期を決定した。また、開花約 2 週間後から各反復の代表的な 10 個体について連日地際からはさみで切り取り、 80°C で 48 時間通風乾燥させた後、全乾物重を測定し、全乾物重の増加が停止した時期を群落の光合成生産が停止した時期とみなし、光合成停止期とした。ここで示した稈伸長停止期および光合成停止期は、いずれも Takahashi ら (1993 b) が乾物分配パターンから区分した 4 つの登熟相の転換点となる生育ステージである。コムギの登熟相は稈伸長停止期、乳熟期、光合成停止期を転換点として登熟初期、登熟前期、登熟後期および登熟末期に区分される。登熟初期では、開花後子実生長が緩慢なため同化産物がもっぱら稈の伸長にふり向かれて、登熟前期では、同化産物が子実生長に利用されて余剰分が一時貯蔵養分として稈に蓄積される。登熟後期では、同化産物がもっぱら子実へと利用され、さらに不足分が稈から子実へと転流し、登熟末期では、同化産物が新たに生産されずに子実は稈からの転流によってのみ生長する。

収量および収量構成要素については、成熟期に収量用サブプロット ($1 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$, 200 個体) 内の全個体を抜き取り、根を取り除いた後、子実収量、全乾物重 (80°C , 48 時間乾燥)、収穫指数および収量構成要素を測定した。

結果

1. 遮光処理が収量および収量構成要素に及ぼす影響

両品種の収量および収量構成要素に及ぼす遮光処理の影響を第 1 表に示した。子実収量は、ハルユタカが無処理区および両遮光区とも農林 61 号よりも高かった。子実収量は、両品種とも遮光処理により低下したが、その程度はハルユタカで 13–15% であったのに対して農林 61 号では 32–34% であり、農林 61 号で著しく大きかった。また、両品種とも開花前遮光区と開花後遮光区との間に有意な差

は認められなかった。一方、全乾物重は、子実収量と同様、ハルユタカが無処理区および両遮光区とも農林 61 号よりも高く、遮光処理による低下程度もハルユタカで 11–13% であったのに対して農林 61 号では 27–32% であり、農林 61 号で著しく大きかった。これに対して、収穫指数は、両品種・全処理区を通じてほぼ 40% と、顕著な差異は認められなかった。これらのことから、遮光処理は、両品種とも全乾物重を低下させ、これにより子実収量を低下させたこと、さらに農林 61 号で低下程度がより大きかったことが明らかとなった。

穂数は、農林 61 号がハルユタカに比べて少なく、さらに農林 61 号では遮光処理により 25–26% と大きく減少した。これに対して、一穂粒数は、品種間に顕著な差異が認められなかつたが、ハルユタカでは両遮光区とも処理により 13% 減少し、農林 61 号でも開花前遮光区でのみ 15% 減少した。一方、千粒重は、ハルユタカが 28 g と農林 61 号の 25 g に比べ大きかったものの、両品種とも遮光処理による影響は認められなかつた。これらのことから、遮光処理は、ハルユタカでは一穂粒数の減少により子実収量を低下させたことが、農林 61 号では穂数の減少により子実収量を低下させたことが明らかとなった。

2. 遮光処理が生育ステージおよび登熟相に及ぼす影響

止葉展開期は、ハルユタカで出芽後 32 日目、農林 61 号で出芽後 36 日目であり、開花期がハルユタカ、農林 61 号とも出芽後 44 日目であった。開花期前遮光区の処理期間は、処理を止葉展開期翌日より開始したことから、ハルユタカで 11 日間、農林 61 号で 7 日間となった。また、両品種とも開花前の遮光処理による開花期の遅れはみられなかつた。一方、乳熟期は、ハルユタカで出芽後 57 日目、農林 61 号で出芽後 56 日目であった。開花期後遮光区の処理期間は、処理を開花期の翌日（農林 61 号では当日）より開始したことから、ハルユタカ、農林 61 号とも 12 日間となつた。

第 1 図は、Takahashi ら (1993 b) により分類された登熟相を区分する主要ステージと各登熟相の長さについて、

第 1 表 春播コムギ 2 品種の収量と収量構成要素に及ぼす遮光処理の影響。

品種および処理	子実収量 (g m^{-2})	全乾物重 (g m^{-2})	収穫指数 (%)	穂数 (m^{-2})	一穂粒数	千粒重(g)
ハルユタカ						
無処理区	468 ± 11	1074 ± 29	43.6 ± 0.3	561 ± 19	30.3 ± 0.6	27.5 ± 0.6
開花前遮光区	$399 \pm 36(85)$	$933 \pm 84(87)$	$42.8 \pm 0.7(98)$	$529 \pm 42(94)$	$26.3 \pm 1.4(87)$	$28.8 \pm 1.1(105)$
開花後遮光区	$405 \pm 21(87)$	$960 \pm 55(89)$	$42.3 \pm 0.3(97)$	$535 \pm 36(95)$	$26.5 \pm 0.5(87)$	$28.7 \pm 0.4(104)$
農林 61 号						
無処理区	344 ± 6	813 ± 14	42.4 ± 0.9	485 ± 17	28.9 ± 1.7	24.7 ± 0.8
開花前遮光区	$234 \pm 32(68)$	$590 \pm 73(73)$	$39.5 \pm 0.6(93)$	$365 \pm 24(75)$	$24.6 \pm 2.4(85)$	$25.9 \pm 1.0(104)$
開花後遮光区	$227 \pm 41(66)$	$553 \pm 98(68)$	$41.1 \pm 1.0(97)$	$357 \pm 69(74)$	$27.3 \pm 1.1(94)$	$23.5 \pm 0.8(95)$

標準誤差は土を付して示した。カッコ内の数値は、無処理区に対する開花前および開花後遮光区の割合を百分率にて示した。

両品種における遮光処理の及ぼす影響を示したものである。開花期は、両品種とも開花前の処理により変化しなかつたため、登熟期間の主要ステージはすべてを開花後日数によって表した。ハルユタカについてみると、開花期から乳熟期までの登熟初期および登熟前期は、処理による差が見られなかつたが、乳熟期から光合成停止期までの登熟後期は、両遮光区とも遮光処理により大きく延長され、その程度は開花後遮光区でより顕著であった。しかし、光合成停止期から成熟期までの登熟末期は、両遮光区とも短縮したため、全登熟期間は、すべての区で 36 日と等しかつた。

農林 61 号についてみると、登熟初期は、両遮光区とも遮光処理によりやや延長されたが、登熟前期は両遮光区とも短縮したため、乳熟期はすべての区で同時であつた。登熟後期は、ハルユタカと同様に両遮光区とも遮光処理により大きく延長され、その程度は開花後遮光区でより顕著であった。登熟末期は、両遮光区とも短縮し、全登熟期間は開花前遮光区および開花後遮光区でそれぞれ 1 日および 2 日遅延した。

3. 遮光処理が葉身の窒素含有率に及ぼす影響

第 2 図には、遮光処理が両品種の葉位別葉身の窒素含有率に及ぼす影響を示した。品種間の違いを無処理区についてみると、農林 61 号はすべての葉位でハルユタカよりも高く推移していた。ただし、農林 61 号の止葉はハルユタカに比べて著しく小さく、一葉あたりの窒素含有量ではハルユタカの 2/3 程度であった。また、とくに、農林 61 号は第 2 葉と第 3 葉で開花期および乳熟期における値がそれぞれハルユタカより 0.5% ほど高かった。また、両品種とも止葉は開花期で最高値を示したが、他の葉位ではすでに

止葉展開期が最も高く、成熟期にかけて一様に減少した。

遮光処理による影響をみると、ハルユタカは止葉が開花前遮光区で開花期において無処理区より低い値を示したが、乳熟期および成熟期では無処理区と同様の値で推移した。また、第 2 葉と第 3 葉では開花前遮光区で乳熟期に無処理区よりも高い値を示した。一方、各葉位とも開花後遮光区では無処理区とほぼ同様の推移を示した。

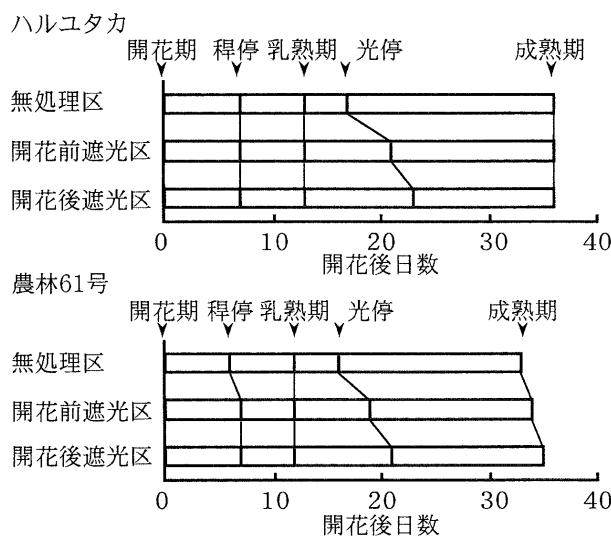
農林 61 号は、止葉が開花前遮光区でハルユタカと同様に開花期において無処理区よりも低い値を示したが、他の葉位では開花前遮光区、開花後遮光区とともに無処理区と同様に推移した。

4. 遮光処理が葉身の可溶性炭水化物の日中増加量に及ぼす影響

第 3 図には、遮光処理が両品種主茎の葉位別の可溶性炭水化物の日中増加量に及ぼす影響を示した。品種間の違いを無処理区についてみると、ハルユタカは第 3 葉や下位葉に比べて止葉と第 2 葉で高く推移したのに対し、農林 61 号では特に開花前において第 2 葉と下位葉で高い値を示した。また、農林 61 号の止葉と第 2 葉は、開花期よりも乳熟期で高かった。

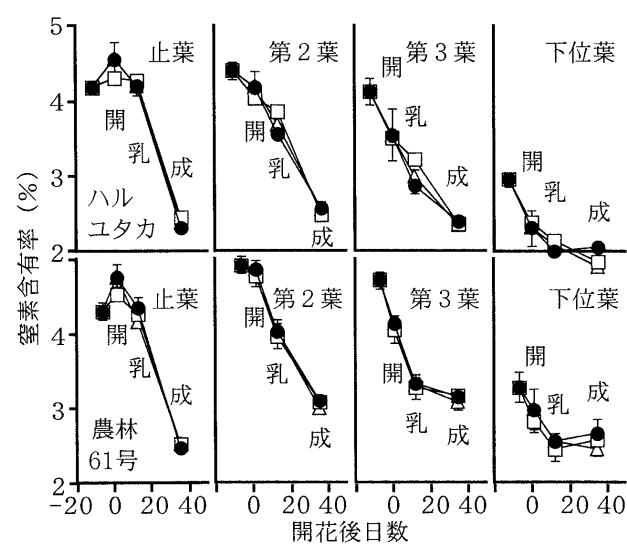
遮光処理による影響をみると、ハルユタカはすべての葉位が無処理区で止葉展開期、開花期、乳熟期と生育の進行に伴い減少したのに対し、開花前遮光区では開花期で無処理区よりも大きく減少し、乳熟期で無処理区とほぼ同様あるいはそれ以上の値となつた。また、開花後遮光区では乳熟期で開花期とほぼ同様あるいはそれ以上の値となつた。

一方、農林 61 号は、第 2 葉と第 3 葉が開花前遮光区で開花期に無処理区より高かったものの、乳熟期には無処理



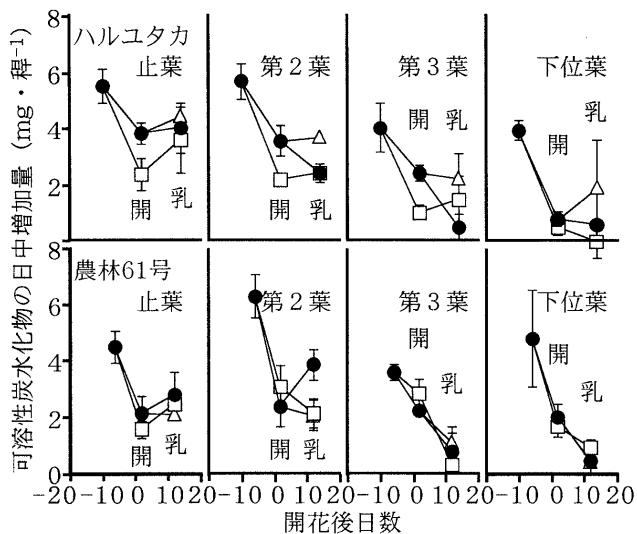
第 1 図 春播コムギ 2 品種の登熟ステージに及ぼす開花前および開花後遮光区の影響。

「稗停」は稗伸長停止期を、「光停」は光合成停止期を示す。



第 2 図 春播コムギ 2 品種の止葉、第 2 葉、第 3 葉および下位葉の窒素含有率に及ぼす遮光処理の影響。

●は無処理区を、□は開花前処理区を、△は開花後処理区を示す。「開」は開花期を、「乳」は乳熟期を、「成」は成熟期を示す。図中の縦棒は、標準誤差を示す。



第3図 春播コムギ2品種の止葉、第2葉、第3葉および下位葉の可溶性炭水化物の日中増加量に及ぼす遮光処理の影響。

●は無処理区を、□は開花前処理区を、△は開花後処理区を示す。「開」は開花期を、「乳」は乳熟期を示す。図中の縦棒は、標準誤差を示す。

区より低い値となった。さらに、止葉、第2葉とも開花後遮光区で乳熟期に無処理区よりも低い値となった。

以上のように、ハルユタカは遮光処理により処理後、葉身の可溶性炭水化物の日中増加量が高まったものの、農林61号ではこのような反応はみられなかった。

考 察

本試験の結果より、遮光処理は、ハルユタカ、農林61号ともに乾物生産の減少を通じて子実収量を低下させたものの、ハルユタカでは農林61号に比べその程度が小さいことが明らかとなった。

ハルユタカについては、同一の圃場条件下における以前の試験において、播種期の遅れに対して登熟期間が短縮したことと全乾物重が低下したことが報告されている(高橋・中世古 1992)。本試験でのハルユタカは遮光処理により登熟期間が変化せず(第1図)、全乾物重もわずか10%しか減少しなかったことから、全乾物重の決定に際し、群落の光合成速度よりはむしろその期間が強く支配しているものと推察された。これに対して、農林61号は、遮光処理により登熟期間が延長したにもかかわらず、全乾物重が大きく低下しており、ハルユタカに比べて遮光処理が群落の光合成速度を大きく低下させたものと推察された。

ハルユタカは、乳熟期における葉身の窒素含有率が開花前の遮光処理区で高く(第2図)、開花期から乳熟期にかけて葉身の可溶性炭水化物の日中増加量が開花前および開花後の遮光処理により増加した(第3図)。これに対して、農林61号は、葉身の窒素含有率、可溶性炭水化物の日中増加量ともに開花前後の遮光処理により大きく変化しなか

った。Takahashiら(1993a)は、コムギ群落において葉身の窒素含有率および可溶性炭水化物の日中増加量が、それぞれ葉身の潜在的な光合成能力および群落条件下での光合成同化量と密接な関係があることを示しており、ハルユタカは遮光処理により開花期(処理終了時)から乳熟期にかけて無処理区よりも群落での光合成生産量が高かったものと、農林61号では遮光処理によるこのような変化が認められなかつたものと推察された。

日射は、植物群落において、光合成生産を行ううえで重要なエネルギー源であるが、高い日射量条件下において必ずしも群落の物質生産が高まるとは限らないようである。Azcon(1983)は、コムギの葉身の光合成速度が、高い日射量によりそれ自体が生産した炭水化物の蓄積により抑制されたことを、石原と斎藤(1987)は、イネの葉身の光合成速度が、晴天日の午後の湿度の低下にともない拡散伝導度が減少することにより低下することを報告している。さらに、Spiertz(1974)は、高い日射量がコムギの子実生産を高めるものの、これにともなう高温が葉の老化を早めるため、その効果は抑制されることを明らかにした。本試験のハルユタカにおいても、遮光による乾物生産量の低下程度が小さかったことは、遮光により群落上層での植物体表面の温度が低く抑制されたことに原因しているかもしれない。一方、農林61号では、群落内部まで光を透過する群落構造をもつたため(Takahashi and Nakaseko 1993)、高温の抑制効果よりもむしろ、遮光による群落内部のエネルギー不足が直接に生産力に影響したとも考えられる。

一方、これまで開花期前後の遮光処理は、一般に、分化小穂数および穎花数の減少あるいは不稔穎花数の増加による一穂粒数の減少により、子実収量が減少するものと報告されてきた(Grabauら 1990, Kemp and Whingwiri 1980, Takahashi and Kanazawa 1996)。このようなシンクの著しい減少は、本試験のハルユタカにもみられるように粒重を増加させる。しかしながら、本試験では農林61号は開花後の遮光処理により粒重がわずかではあるが減少しており、前述したように群落の生産力が低下したことが伺われる。また、農林61号では遮光により穂数が著しく減少しており、遮光による光合成産物の不足が弱勢分けつの枯死をもたらしたものと思われる。同様のことは、McMasterら(1987)によっても報告されており、日射不足に対する反応は、穎花数の減少をもたらすものと、分けつのものを枯死させるものと品種により違いがあると推察された。

以上、ハルユタカと農林61号では、葉位別にみた葉身がそれぞれ存在する群落内部での光環境が異なることにより、各葉身の同化量が異なるものと推察された。さらに、これにより、両品種間で、乾物生産力に対して遮光による反応性が異なるものと考えられた。本試験では、遮光による日射不足条件を設定したが、今後、これらの知見を生育期間を通じて疊天に推移したような場合に高い乾物生産を

示す品種の乾物生産特性の解明などに応用したい。

引用文献

- Azcon-Bieto, J. 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 73: 681—686.
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci. Camb.* 105: 447—461.
- Grabau, L.J., D.A. Van Sanford and Q.W. Meng 1990. Reproductive characteristics of winter wheat cultivars subjected to postanthesis shading. *Crop Sci.* 30: 771—774.
- 石原邦・斎藤邦行 1987. 湿水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. *日作紀* 56: 8—17.
- Jedel, P.E. and L.A. Hunt 1990. Shading and thinning effects on multi- and standard-floret winter wheat. *Crop Sci.* 30: 128—133.
- Kemp, D.R. and E.E. Whingwiri 1980. Effect of tiller removal and shading on spikelet development and yield components of the main shoot of wheat and on the sugar concentration of the ear and flag leaf. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 501—510.
- McMaster, G.S., J.A. Morgan and W.O. Willis 1987. Effects of shading on winter wheat yield, spike characteristics, and carbohydrate allocation. *Crop Sci.* 27: 967—973.
- Puckridge, D.W. and D.A. Ratkowsky 1971. Photosynthesis of wheat field conditions IV. The influence of density and leaf area index on the response to radiation. *Aust. J. Agric. Res.* 22: 11—20.
- Spiertz, J.H.J. 1974. Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plant as influenced by temperature, light energy and ear size. *Neth. J. Agric. Sci.* 22: 207—220.
- Stockman, Y.M., R.A. Fischer and E.G. Brittain 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* 10: 585—594.
- 高橋肇・中世古公男 1992. 北海道の春播コムギにおける播種期に対する収量反応の品種間差異について. *日作紀* 61: 22—27.
- Takahashi, T. and K. Nakaseko 1993. Varietal difference in morphology and photosynthetically active radiation distribution in spring wheat canopy. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 554—559.
- Takahashi, T., N. Tsuchihashi and K. Nakaseko 1993a. Estimation of assimilation activity by daily increase in water soluble sugar content in spring wheat canopy. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 319—323.
- Takahashi, T., N. Tsuchihashi and K. Nakaseko 1993b. Grain filling mechanisms in spring wheat. I. Grain filling phases according to the development of plant organs. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 560—564.
- Takahashi, T. and T. Kanazawa 1996. Grain filling mechanisms in spring wheat. IV. Effects of shadings on number and size of spikes, grains, endosperm cells and starch granules in wheat. *Jpn. J. Crop Sci.* 65: 277—281.
- 王培武・中世古公男 1986. 出穂期前後の遮光処理が春播コムギの生育・収量に及ぼす影響. *日作紀* 55: 513—519.
- Yemm, E.W. and A.J. Willis 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57: 508—514.

Differences between Two Spring Wheat Cultivars in Effects of Shadings on Dry Matter Production : Koji NAGAO¹⁾, Tadashi TAKAHASHI^{*2)}, and Kimio NAKASEKO³⁾ (¹⁾Hokkaido University; ²⁾Faculty of Agriculture, Yamaguchi University, Yamaguchi 753, Japan)

Abstract : This study investigated the effects of shadings (by a cloth with 70% interception) before and after anthesis on dry matter production in a field condition for two spring wheat cultivars whose canopy structures are different. Grain yields were decreased 32—34% by shadings in Norin 61, though only 13—15% by shadings in Haruyutaka. These were mainly caused by decreases with shadings in total dry weight, which accounted for 27—32% in Norin 61 and 11—13% in Haruyutaka. It was found that Haruyutaka definitely showed less decrease in dry matter production in response to a shortage of solar radiation than Norin 61 did. The nitrogen contents in the second and third leaves at the milk ripe stage were increased by shading before anthesis in Haruyutaka, but not in Norin 61. Furthermore, the daily increases of water soluble carbohydrate in leaves were increased by shading after anthesis in Haruyutaka and decreased by shading in Norin 61. These results suggest that the photosynthesis in a canopy was enhanced after shadings in Haruyutaka, but not in Norin 61.

Key words : Canopy structure, Dry matter production, Nitrogen content, Shading, Spring wheat varieties, Water soluble carbohydrate.