

干旱对不同冬小麦旗叶光合产物 供应能力的影响

王征宏^{1a,1b,2}, 邓西平^{1a,1b}, 刘立生^{1b}, 赵紫平^{1b}

(1 西北农林科技大学 a. 生命科学学院, b. 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2 河南科技大学 农学院, 河南 洛阳 471003)

【摘要】【目的】研究干旱对小麦旗叶光合产物供应能力的影响,揭示小麦抗旱高产的生理机制,为提高小麦的抗旱能力及高产稳产提供理论依据。【方法】在防雨池栽培条件下,以旱地冬小麦品种长武 134(抗旱性强)和水地冬小麦品种陕 253(抗旱性弱)为试材,以适宜水分处理为对照(CK,土壤含水量为田间持水量的 70%~75%),研究干旱处理(土壤含水量为田间持水量的 50%~55%)对不同冬小麦旗叶光合产物供应速率(净光合速率和蔗糖合成能力)和供应持续期的影响。【结果】与对照相比,干旱处理降低了冬小麦灌浆中后期旗叶净光合速率,缩短了净光合速率高值持续期(PAD),其中长武 134 降幅较小,净光合速率较高;干旱处理提高了冬小麦灌浆初期旗叶的蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性,其中长武 134 增幅较大,且在灌浆中后期依然能保持相对较高的蔗糖供应能力;干旱处理缩短了冬小麦叶绿素含量缓降期(RSP),提高了丙二醛(MDA)含量,加速了旗叶的衰老,缩短了光合产物的供应持续期,其中长武 134 受干旱影响较小;干旱处理降低了冬小麦灌浆中后期主茎穗粒质量积累量及其速率,其中长武 134 降幅较小。【结论】干旱条件下,抗旱品种长武 134 旗叶在灌浆中后期可维持较高的光合产物供应速率和较长供应持续期,这是其主茎穗粒质量积累量及其速率降幅较小的重要原因。

【关键词】 冬小麦;干旱;光合产物供应速率;光合产物供应持续期

【中图分类号】 S512.1;Q945

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2009)05-0081-08

Effects of drought on photosynthate supplying capability of flag leaf in different winter wheats

WANG Zheng-hong^{1a,1b,2}, DENG Xi-ping^{1a,1b}, LIU Li-sheng^{1b}, ZHAO Zi-ping^{1b}

(1 a. College of Life Science, b. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Henan, Luoyang 471003, China)

Abstract: 【Objective】 Studying the effects of drought on photosynthate supplying capability of flag leaf can partially reveal the physiological mechanisms of drought-resistant wheat cultivars with high grain yield and provide some theoretical basis for improving drought resistance ability and maintaining a high and stable yield of wheat. 【Method】 Under the condition of rain-proof shelter culture, two types of winter wheat (*Triticum aestivum* L.), dryland cultivar Changwu 134 (drought-resistant) and irrigated cultivar Shaan 253 (drought-sensitive), were applied to study the effects of soil drought (the soil water content was 50%—55% of the field water capacity) on photosynthate supplying rate (net photosynthetic rate and sucrose synthetic rate) and supplying duration of flag leaves. Thereinto, the optimum soil water treatment

* [收稿日期] 2008-12-05

[基金项目] 中国科学院知识创新工程项目(KZCX3-SW-444, KZCX-YW-09-07);国家自然科学基金项目(50779063);国家重点基础研究发展计划项目(2009CB118604);西北农林科技大学拔尖人才支持计划项目

[作者简介] 王征宏(1976—),女,蒙古族,内蒙古阿尔山人,在读博士,主要从事作物水分与抗旱生理生态研究。

E-mail: zhwwzh@163.com

[通信作者] 邓西平(1959—),男,陕西西安人,研究员,博士,主要从事旱地农业作物生理生态研究。

E-mail: dengxp@ms.iswc.ac.cn

was served as control (CK, the soil water content was 70%—75% of the field water capacity). 【Result】 Compared with the control, both net photosynthetic rate (Pn) and photosynthetic active duration (PAD) of flag leaves in two winter wheats were significantly decreased during the middle and late grain filling period due to drought stress. In contrast with Shaan 253, however, Changwu 134 had a relatively lower decreased degree and could maintain a higher Pn. Drought also significantly increased the flag leaf sucrose phosphate synthase (SPS) activity in two winter wheats during the early grain filling period. However, Changwu 134 exhibited relatively higher flag leaf SPS activity when compared with Shaan 253, which might be helpful to preserve a high sucrose supplying capability during the middle and late grain filling period. Moreover, the shortened steady phase of chlorophyll content (RSP) and the increased malondialdehyde (MDA) content in flag leaf might accelerate the aging of flag leaf, which could significantly shorten its photosynthate supplying duration. Furthermore, drought resulted in a significant decrease of accumulation rate and accumulation amount per spike grain mass of main stem during the middle and late grain filling period, but had little influence on Changwu 134. 【Conclusion】 Under drought conditions, drought-resistance wheat-Changwu 134 can maintain a relatively higher photosynthate supplying rate and longer photosynthate supplying duration in comparison with Shaan 253, which could be a key reason for a low decrease of accumulation rate and accumulation amount per spike grain mass of main stem.

Key words: winter wheat; drought; photosynthate supplying rate; photosynthate supplying duration

小麦(*Triticum aestivum* L.)是我国北方干旱、半干旱地区的主要粮食作物,在其生育期干旱对小麦生产具有较大影响,且成为制约小麦生产的主要障碍因素。小麦籽粒产量主要来源于光合产物,源的供应能力实际上就是源器官光合产物的供应能力或光合产物生成总量。源器官光合产物供应总量取决于光合产物供应速率和供应持续期。供应速率则取决于 2 个过程:一是源器官通过光合碳素循环将 CO₂ 转化为磷酸丙糖的速率,即光合速率;二是磷酸丙糖转化为蔗糖的速率^[1]。光合碳素循环生成的磷酸丙糖主要有 2 种流向:在叶绿体中形成淀粉贮存或在液泡中合成蔗糖。蔗糖是植物体内碳水化合物运输的主要形式,叶片中的磷酸丙糖只有转化为蔗糖,才能运输到籽粒中。蔗糖磷酸合成酶(SPS)是控制蔗糖合成代谢的关键位点之一,SPS 活性对 CO₂ 同化产物在蔗糖和淀粉分配中起着关键作用^[2]。光合产物供应持续期则取决于源器官的衰老进程。

小麦灌浆期籽粒碳水化合物的积累主要来源于冠层叶尤其是旗叶的光合作用,旗叶的光合产物对籽粒产量的贡献率为 30%~50%^[3-4]。前人关于干旱对小麦旗叶光合特性、蔗糖供应能力及叶片衰老特性影响的研究只涉及其中的某个方面^[5-9],很少有研究者将这三者结合起来研究干旱对小麦旗叶光合产物供应能力的影响。本试验以旱地小麦品种长武 134 和水地小麦品种陕 253 为试材,研究干旱对小

麦灌浆期旗叶净光合速率、光合产物转化为蔗糖的能力以及旗叶衰老特性的影响,旨在从旗叶光合产物供应速率和光合产物供应持续期 2 个方面,阐明小麦抗旱高产的生理机制,以期为提高小麦的抗旱能力以及高产稳产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用冬小麦品种长武 134(旱地品种,抗旱性强)和陕 253(水地品种,抗旱性弱)为试材。小麦品种由西北农林科技大学国家小麦育种工程中心提供。

1.2 试验设计

试验于 2007~2008 年在陕西杨凌中国科学院水土保持研究所试验农场进行。供试土壤前茬为玉米,播前施底肥 N 120 kg/hm², P₂O₅ 75 kg/hm²。试验采用随机区组设计,重复 3 次,于 2007-10-23 按 250 株/m² 人工点播,行距为 20 cm。试验小区面积 2 m×3 m,小区之间用深度为 3 m 的水泥板分隔,以防止水分侧渗。按一般大田试验管理。

每小区在播前灌足底墒水,以确保冬小麦生育前期水分充足。返青拔节后设 2 个水分处理:适宜水分处理(对照,CK)位于防雨棚外的小区中,土壤含水量达到田间持水量的 70%~75%;干旱处理(T)全部位于防雨棚内的小区中,全生育期防降水,返青拔节期开始自然干旱处理,使土壤含水量达到

田间持水量的 50%~55%，此后一直维持该水平。用智能型中子水分仪和烘干法相结合测定土壤含水量。小麦生长前期每隔 20 d、拔节后每隔 10 d 测定土壤含水量 1 次，根据 0~1 m 土层土壤含水量平均值，用人工补水方式使各处理土壤含水量达到试验要求。

1.3 取样方法

小麦开花期挂牌标记同一日开花的主茎穗，分别于开花期(0 d)及花后每 5 d 取样 1 次。每小区取旗叶 10 片，将其中 5 片于 10 5℃杀青 30 min 后再在 70℃烘干至恒质量，用于蔗糖含量的测定；剩余的 5 片叶经液氮速冻后置于-60℃冰箱中，用于丙二醛含量和蔗糖磷酸合成酶(PS)活性的测定。每小区取 10 个主茎穗，剥取全部籽粒于 70℃烘干称质量，用于主茎穗粒质量积累的测定。灌浆后期旗叶衰老变黄，生理活性基本丧失，因此不同生理指标测定时间长短有差异。

1.4 测定项目及方法

1.4.1 旗叶净光合速率(P_n)和叶绿素含量(SPAD)的测定 旗叶净光合速率的测定，采用美国 LI-COR 公司的 LI-6400 便携式光合作用测定仪，在开花期及花后每 5 d 上午 09:00~11:00 进行测定。测定条件：叶室 CO_2 浓度为 340~370 $\mu L/L$ ，光子通量密度(PED)为 1 400 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ ，温度

为(30±2)℃。采用日产 SPAD-502 型叶绿素计测定旗叶中部的 SPAD 值，来表示叶绿素含量的相对值。

1.4.2 蔗糖磷酸合成酶(PS)活性的测定 酶液提取参考 Douglas 等^[10]的方法：称取 1 g 叶片，加入 10 mL pH 7.5 的 HEPES-NaOH 缓冲液，冰浴研磨，10 000×g 冷冻离心 10 min，取上清液即为酶液。参照 Wardlaw 等^[11]的方法测定 PS 活性。

1.4.3 旗叶蔗糖含量的测定 采用间苯二酚法^[12]。

1.4.4 旗叶丙二醛(MDA)含量的测定 采用硫代巴比妥法^[13]。

1.4.5 主茎穗粒质量积累速率的测定 用 $R_n = (C_{n+5} - C_{n-5})/10$ 计算主茎穗粒质量积累速率，其中 n 为开花后时间， R_n 为第 n 天的穗粒质量积累速率， C_{n+5} 为第 $n+5$ 天的穗粒质量积累量， C_{n-5} 为第 $n-5$ 天的穗粒质量积累量。

2 结果与分析

2.1 干旱对小麦旗叶光合产物供应能力的影响

2.1.1 对小麦旗叶净光合速率的影响 小麦旗叶光合功能强弱对籽粒发育和产量形成具有重要作用。在适宜水分和干旱条件下，不同抗旱性小麦旗叶花后净光合速率的动态变化见图 1。

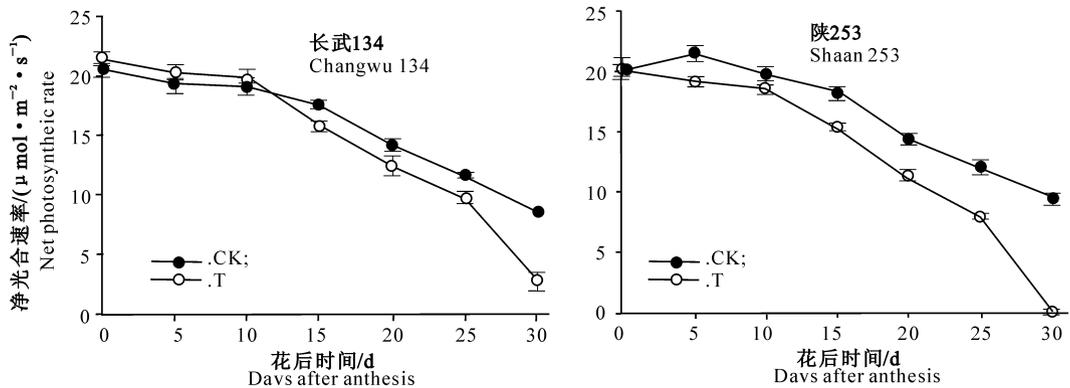


图 1 干旱对不同小麦品种旗叶净光合速率的影响

Fig. 1 Effects of drought on net photosynthesis rate in the flag leaves of different wheat cultivars

由图 1 可见，小麦旗叶净光合速率随生育进程的延长而降低。花后 0~10 d，长武 134 干旱处理的小麦旗叶净光合速率高于对照，但无明显差异；花后 10~30 d，干旱处理小于对照，且二者均随生育进程的延长而降低。陕 253 干旱处理的小麦旗叶净光合速率明显低于对照，并随生育进程的延长降低幅度逐渐增大。花后 10~30 d，长武 134 干旱处理的小

麦旗叶净光合速率降低幅度明显小于陕 253。表明干旱条件下，抗旱性强的小麦品种在灌浆中后期(花后 10~30 d)，旗叶能保持较高的净光合速率。

以净光合速率下降到初始值 50% 所经历的时间为净光合速率高值持续期(PAD)，PAD 是反应一定时期内作物叶片光合功能的重要指标^[14]。以开花期最高值为初始值，适宜水分和干旱条件下，长武

134 的 PAD 分别为 27, 22 d, 陕 253 分别为 27, 20 d。与对照相比, 陕 253 干旱处理的 PAD 降低幅度为 25.93%, 大于长武 134 干旱处理的降低幅度 (18.52%)。表明抗旱性强的小麦品种在干旱条件

下, 旗叶净光合速率的高值持续期长。

2.1.2 对小麦旗叶 SPS 活性及蔗糖含量的影响
干旱对不同小麦品种旗叶 SPS 活性和蔗糖含量的影响见图 2 和图 3。

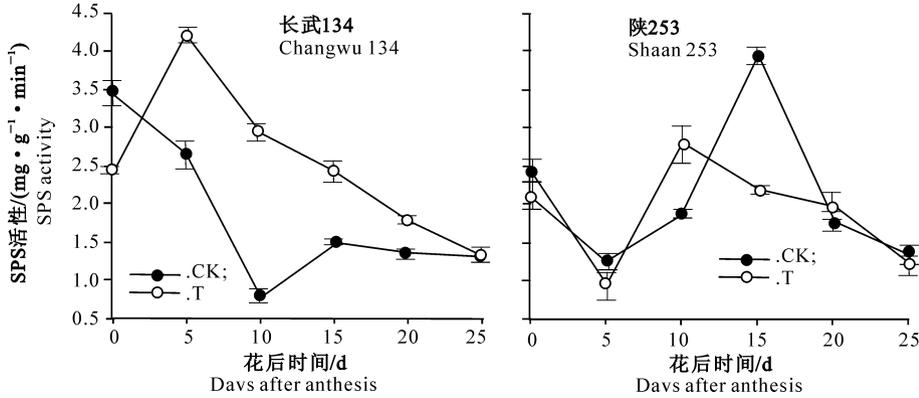


图 2 干旱对不同小麦品种旗叶 SPS 活性的影响

Fig. 2 Effects of drought on the SPS activity in the flag leaves of different wheat cultivars

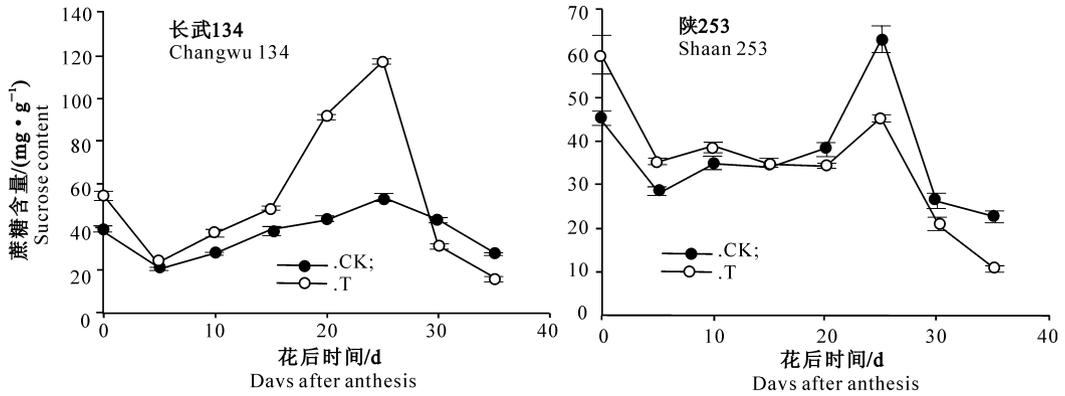


图 3 干旱对不同小麦品种旗叶蔗糖含量的影响

Fig. 3 Effects of drought on the sucrose content in the flag leaves of different wheat cultivars

SPS 是控制叶片中蔗糖合成的关键酶。由图 2 可以看出, 干旱条件下, 小麦长武 134 旗叶开花后 SPS 活性迅速升高, 在花后 5 d 达到高峰; 之后 SPS 活性迅速降低, 但随着生育进程的推移, 其与对照的差异逐渐减少。开花后 0~5 d, 陕 253 干旱处理小麦旗叶的 SPS 活性与对照无明显差异, 花后 10 d 干旱处理的 SPS 活性明显高于对照, 花后 15 d 则又明显小于对照, 之后干旱处理与对照的差异逐渐减少。表明小麦生育后期, 干旱处理的 SPS 活性受品种的影响较大, 这种差异可能与品种的抗旱性有关。

蔗糖是小麦叶片内光合产物的主要存在和运输形式。由图 3 可知, 开花后长武 134 和陕 253 的旗叶蔗糖含量均呈现先降低后升高再降低的变化趋势。在花后 0~30 d, 长武 134 干旱处理的小麦旗叶蔗糖含量一直大于对照; 花后 30~35 d, 干旱处理小麦旗叶的蔗糖含量明显低于对照。花后 0~15 d, 陕

253 干旱处理的小麦旗叶蔗糖含量明显高于对照; 开花 15 d 之后干旱处理小麦旗叶的蔗糖含量低于对照。说明干旱条件下, 小麦旗叶灌浆前期 (0~15 d) 的蔗糖供应能力较强, 但灌浆末期 (30~35 d) 供应能力明显下降, 灌浆中后期 (15~30 d), 不同抗旱性小麦品种旗叶蔗糖含量对干旱的反应差异较大。

2.2 干旱对小麦旗叶光合产物供应持续期的影响

2.2.1 对叶绿素含量的影响 在适宜的水分和干旱条件下, 不同抗旱性小麦旗叶叶绿素含量的动态变化见图 4。由图 4 可见, 花后 0~15 d, 长武 134 和陕 253 干旱处理的小麦旗叶叶绿素含量与对照均无明显差异; 花后 20~30 d, 长武 134 干旱处理的叶绿素含量小于对照, 花后 15~30 d 陕 253 干旱处理的叶绿素含量小于对照, 且二者干旱处理的叶绿素含量均随生育进程的延长降幅增大。以叶绿素含量降到初始值 80% 所经历的时间为叶绿素含量缓降

期(RSP),RSP 是反应一定时期内作物衰老程度的重要指标^[14]。以开花期最高值为初始值,适宜水分和干旱条件下,陕 253 的 RSP 分别为 27,20 d,长武 134 的 RSP 分别为 25,21 d。与对照相比,陕 253 干

旱处理的 RSP 的降低幅度为 25.93%,大于长武 134 干旱处理的降低幅度(16.0%)。表明干旱处理明显促进了 2 个冬小麦品种花后旗叶的衰老,其中抗旱性强的品种受影响程度小于抗旱性弱的品种。

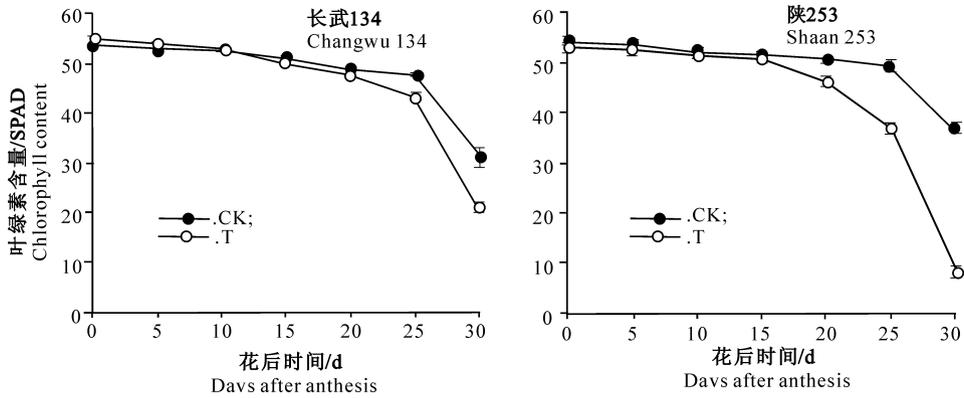


图 4 干旱对不同小麦品种旗叶叶绿素含量(SPAD 值)的影响

Fig. 4 Effects of drought on chlorophyll content (SPAD value) in the flag leaves of different wheat cultivars

2.2.2 对 MDA 含量的影响 MDA 含量高低直接反应了膜脂氧化的程度。干旱对不同小麦品种旗

叶 MDA 含量的影响见图 5。

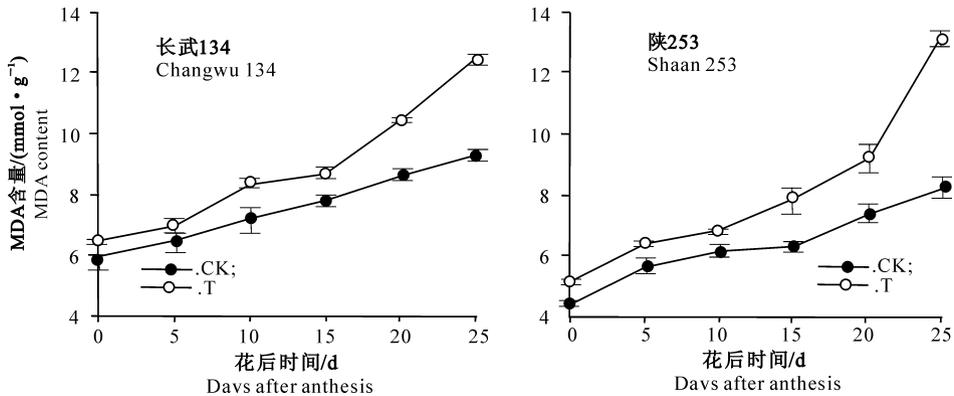


图 5 干旱对不同小麦品种旗叶丙二醛含量的影响

Fig. 5 Effects of drought on MDA content in the flag leaves of different wheat cultivars

图 5 显示,对照和干旱处理小麦旗叶的 MDA 含量自开花后均缓慢上升,其中干旱处理的 MDA 含量随着生育进程的延长而大幅度增加。与对照相比,花后 25 d 长武 134 干旱处理的升高幅度为 33.74%,陕 253 为 60.01%。结果表明,干旱处理后小麦旗叶膜脂过氧化程度增加,其对抗旱品种的影响较小。

低幅度明显小于陕 253(图 6)。

2.3 干旱对小麦主茎穗粒质量积累的影响

在灌浆过程中,小麦长武 134 和陕 253 的主茎穗粒质量积累量均呈逐渐升高趋势。干旱处理对小麦灌浆前期(然后 0~10 d)穗粒质量积累量无明显影响,而降低了灌浆中后期(花后 15~35 d)的穗粒质量积累量,花后 35 d,长武 134 穗粒质量积累量降

图 7 显示,小麦主茎穗粒质量积累速率变化均呈单峰曲线,在花后 20 d 穗粒质量积累速率最大,之后随生育进程的推移而明显下降。在花后 5~10 d 及花后 30~35 d,长武 134 干旱处理的穗粒质量积累速率与对照无明显差异;花后 10~30 d,干旱处理的穗粒质量积累速率小于对照。花后 5~10 d,陕 253 穗粒质量积累速率与对照无明显差异;花后 10~35 d,干旱处理的穗粒质量积累速率小于对照,且降低幅度较大,表明干旱对小麦灌浆初期(花后 5~10 d)穗粒质量积累速率无显著影响,但明显降低了灌浆中后期(花后 10~30 d)穗粒质量的积累速率,且抗旱性强的品种降低幅度小于抗旱性弱的品

种。

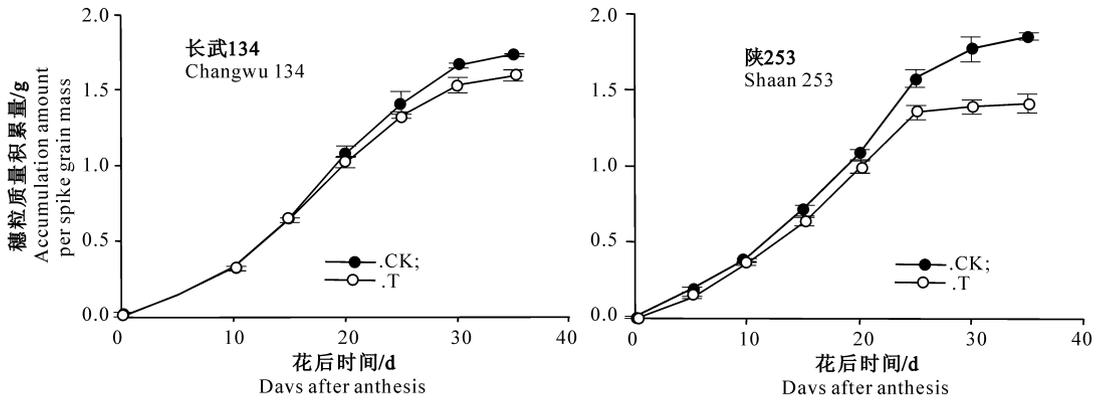


图 6 干旱对不同小麦品种主茎穗粒质量积累量的影响

Fig. 6 Effects of drought on accumulation amount per spike grain mass of main stem in different wheat cultivars

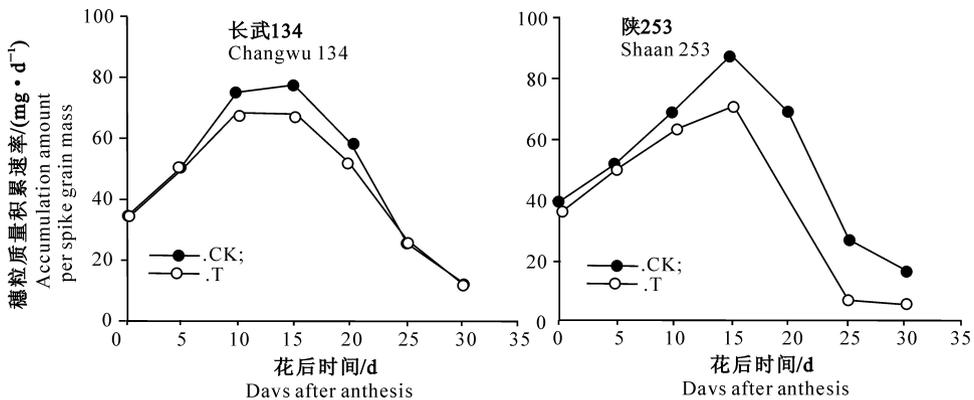


图 7 干旱对不同小麦品种主茎穗粒质量积累速率的影响

Fig. 7 Effects of drought on accumulation rate per spike grain mass of main stem in wheat

3 讨论

为了衡量源器官供应光合产物能力的大小,引入了源强的概念,其中净光合速率是最能代表源强的指标之一^[15]。吕金印等^[5]对盆栽小麦灌浆期进行正常供水、中度干旱胁迫和严重干旱胁迫 3 种水分处理,测定旗叶光合生理指标的变化,结果表明,灌浆期中度干旱胁迫旗叶净光合速率与对照相近,严重干旱胁迫下旗叶净光合速率则降低。本研究结果表明,随着灌浆期小麦旗叶的衰老,旗叶对水分胁迫的忍耐力逐渐下降,旗叶净光合速率降低幅度逐渐增加,但灌浆中后期(花后 10~30 d),旱地小麦品种旗叶能保持较高的光合速率和较长的高光合速率持续期。有研究表明,干旱促进了旗叶灌浆前期蔗糖的合成能力,蔗糖供应能力增强,灌浆中后期随旗叶衰老加速,蔗糖合成能力急剧下降,旗叶蔗糖供应能力明显下降^[9,16]。本研究中,旱地小麦品种长武 134,花后 0~5 d 蔗糖合成能力高于对照,花后 5~

30 d 蔗糖供应能力依然能维持相对较高水平;水地小麦品种陕 253,蔗糖含量在花后 15 d 即开始低于对照。由此可见,不同小麦品种灌浆中后期(花后 15~30 d)蔗糖供应能力对干旱的响应不同,这种差异可能与品种的抗旱性有关。在干旱条件下,抗旱性强的小麦品种在灌浆中后期旗叶能保持较高的光合速率和蔗糖供应能力,从而决定了其具有较强的光合产物供应强度。

小麦旗叶功能期的长短对籽粒发育形成具有重要作用^[17]。研究表明,干旱胁迫缩短了小麦旗叶叶绿素含量的缓降期,提高了小麦旗叶膜脂过氧化程度,说明干旱处理加速了小麦花后旗叶的衰老^[7-8]。本研究干旱条件下,灌浆期旱地小麦品种长武 134 旗叶叶绿素含量降低幅度和 MDA 含量升高的幅度均小于水地小麦品种陕 253,表明抗旱性强的小麦品种旗叶衰老程度小于抗旱性弱的品种,灌浆期能维持相对较长的光合产物供应持续期。光合产物的供应强度(速率)和供应持续期决定了光合产物的供

应总量^[1]。本研究干旱条件下,旱地小麦品种长武 134 的旗叶,在灌浆中后期能维持较高光合产物供应强度和较长供应持续期,为小麦光合产物供应提供了物质保障,是其主茎穗粒质量积累速率及其积累量降幅较小的原因。

叶片中合成的光合产物主要以蔗糖的形式通过韧皮部运输到籽粒,旗叶中蔗糖的合成反映了此阶段“源”器官同化物的输出能力^[18]。灌浆期籽粒光合产物的来源包含 2 个方面:一方面是即时光合产物的直接输入,另一方面是茎秆等营养器官临时贮藏光合同化物的再运转^[19]。在逆境条件下,小麦茎秆贮藏物质对于缓冲源叶光合产物的供应与籽粒库光合产物需求之间的矛盾、维持较高的籽粒灌浆速率具有重要意义^[20-21]。本研究干旱条件下,旱地小麦品种长武 134 灌浆末期(花后 30~35 d)干旱处理的旗叶蔗糖含量小于对照,但穗粒质量积累速率与对照却无明显差异。分析原因,可能是在干旱条件下,茎秆等营养器官临时贮藏的光合同化物再运转,对籽粒产量提高产生了补偿效应,从而导致旗叶蔗糖供应能力变化与穗粒质量积累速率变化不一致。关于干旱条件下,不同抗旱性冬小麦营养器官贮藏物质再运转对籽粒产量贡献的影响,还有待于进一步深入研究。

[参考文献]

- [1] 姜 东,李永庚,于振文,等. 高产冬小麦旗叶光合产物供应能力的研究 [J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2000, 26(1): 51-55.
Jiang D, Li Y G, Yu Z W, et al. Study on photosynthate supplying of high-yielded winter wheat [J]. Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Science, 2000, 26(1): 51-55. (in Chinese)
- [2] 刘凌霄,沈法富,范作晓,等. 棉花不同品种叶片和纤维中蔗糖磷酸合成酶活性变化及其与糖含量的关系 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 252-254.
Liu L X, Shen F F, Fan Z X, et al. Dynamic activity changes of sucrose phosphate synthase and correlation with sugar content in leaves and fibres of different cotton cultivars [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(4): 252-254. (in Chinese)
- [3] Sylvester-Bradley R, Scott R K, Wright C E. Physiology in the production and improvement of cereals [G]. Home-grown Cereals Authority, Research Review No. 18. London: Home Grown Cereals Authority, 1990: 156.
- [4] 徐恒永,赵君实. 高产小麦的冠层光合能力及不同器官的贡献 [J]. 作物学报, 1995, 21(2): 204-209.
Xu H Y, Zhao J S. Canopy photosynthesis capacity and the contribution from different organs in high yielding winter wheat [J]. Acta Agronomica Sinica, 1995, 21(2): 204-209. (in Chinese)
- [5] 吕金印,山 仑,高俊凤,等. 干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(2): 77-80.
Lv J Y, Shan L, Gao J F. Effect of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2003, 21(2): 77-80. (in Chinese)
- [6] Inoue T, Inanaga S, Sugimoto Y, et al. Effect of drought on ear and flag leaf photosynthesis of two wheat cultivars differing in drought resistance [J]. Photosynthetica, 2004, 42(4): 559-565.
- [7] 王月福,于振文,潘庆民. 不同水分处理对耐旱性不同小麦品种旗叶衰老的影响 [J]. 西北植物学报, 2002, 22(2): 303-308.
Wang Y F, Yu Z W, Pan Q M. Effects of different soil water treatment on flag leaf senescence of different drought-enduring wheat cultivars [J]. Acta Botanica Boreali - Occidentalia Sinica, 2002, 22(2): 303-308. (in Chinese)
- [8] 赵长星,马东辉,王月福,等. 施氮量和花后土壤含水量对小麦旗叶衰老及粒重的影响 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2388-2393.
Zhao C X, Ma D H, Wang Y F, et al. Effects of nitrogen application rate and post-anthesis soil moisture content on the flag leaf senescence and kernel weight of wheat [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(11): 2388-2393. (in Chinese)
- [9] 房全孝,陈雨海,李全起,等. 灌溉对冬小麦灌浆期光合产物供应和转化及有关酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2004, 30(11): 1113-1118.
Fang Q X, Chen Y H, Li Q Q, et al. Effect of irrigation on photosynthate supply and conversion and related enzymes activity during grain filling period [J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(11): 1113-1118. (in Chinese)
- [10] Douglas C D, Tsung M K, Frederick C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize [J]. Plant physiology, 1988, 86: 1013-1019.
- [11] Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbohydrate storage and mobilisation by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase [J]. Australian Journal of plant physiology, 1994, 21: 255-271.
- [12] 张志良,瞿伟菁. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 128-129.
Zhang Z L, Qu W J. Guidance of plant physiology experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 128-129. (in Chinese)
- [13] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 210-211.
Gao J F. Guidance of plant physiology experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 210-211. (in Chinese)
- [14] 肖 凯,张荣铎. 小麦叶片老化过程中光合功能衰退的可能机制 [J]. 作物学报, 1998, 24(6): 805-810.
Xiao K, Zhang R X. Studies on deterioration of photosynthetic function and its probable mechanism in natural aging of

- leaf in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(6): 805-810. (in Chinese)
- [15] 王 忠. 植物生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 244-247.
Wang Z. *Plant physiology* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 244-247. (in Chinese)
- [16] 戴忠民, 王振林, 张 敏, 等. 旱作与节水灌溉对小麦籽粒淀粉积累及相关酶活性变化的影响 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(3): 687-694.
Dai Z M, Wang Z L, Zhang M, et al. Starch accumulation and activities of enzymes involved in starch synthesis in grains of wheat grown under irrigation and rain-fed conditions [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(3): 687-694. (in Chinese)
- [17] 曹树青, 赵永强, 温家立, 等. 高产小麦旗叶光合作用及与籽粒灌浆进程关系的研究 [J]. *中国农业科学*, 2000, 33(6): 19-25.
Cao S Q, Zhao Y Q, Wen J L, et al. Studies on photosynthesis in flag leaves and its relation to grain filling course of high-yield wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(6): 19-25. (in Chinese)
- [18] 潘发民, 于振文, 王月福, 等. 追氮时期对小麦旗叶中蔗糖合成与籽粒中蔗糖降解的影响 [J]. *中国农业科学*, 2002, 35(7): 771-776.
Pan Q M, Yu Z W, Wang Y F, et al. Effects of nitrogen applying stage on both sucrose synthesis in flag leaves and cleavage in grains of wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(7): 771-776. (in Chinese)
- [19] Inoue T, Inanaga S, Sugimoto Y, et al. Contribution of pre-anthesis assimilates and current photosynthesis to grain yield, and their relationships to drought resistance in wheat cultivars grown under different soil moisture [J]. *Photosynthetica*, 2004, 42(1): 99-104.
- [20] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling [J]. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 196-206.
- [21] Plaut Z, Butow B J, Blumenthal C S, et al. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature [J]. *Field Crops Research*, 2004, 86: 185-198.

(上接第 80 页)

- [12] Sukhoverlov F M. Estimation of standing crops and rates of feeding in ponds [J]. *FAO Fish Rep*, 1967, 44(3): 416-423.
- [13] Khan H A, Mukhopadhyay S K. Observation on the effects of yeast and cobalt chloride in increasing the survival rate of the hatchlings of *Hetero pneustes fossilis* (Bloch) [C]// Symposium on trends of research in zoology. Calcutta: Zoological society, 1971: 11-12.
- [14] 梁德海, 刘发义, 孙 风, 等. 中国对虾对 Co 需要量的研究 [J]. *海洋科学*, 1991(3): 12-14.
Liang D H, Liu F Y, Sun F, et al. Studies on the dietary Cobalt requirement of *Penaeus Chinensis* [J]. *Marine Sciences*, 1991(3): 12-14. (in Chinese)
- [15] 王 安, 单安山. 微量元素与动物生产 [M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2003: 128-139.
Wang A, Shan A S. Trace element and animal childbearing [M]. Harbin: Heilongjiang Science and Technology Press, 2003: 128-139. (in Chinese)
- [16] Reid. Supplementation of beef cattle. Element metabolism in man and animal-4 [R]. [s. l.]: Commonwealth Agriculture Bureau, 1981: 734-741.
- [17] 王润莲, 孔祥浩, 张玉枝, 等. 反刍动物钴营养研究进展 [J]. *动物营养学报*, 2006, 18(2): 126-130.
Wang R L, Kong X H, Zhang Y Z, et al. Advances in Cobalt nutrition for ruminants [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2006, 18(2): 126-130. (in Chinese)
- [18] 李 振. 鱼类微量元素的营养作用及缺乏症 [J]. *齐鲁渔业*, 2006, 23(6): 30-32.
Li Z. Trophism of trace element and deficiency symptom [J]. *Shandong Fisheries*, 2006, 23(6): 30-32. (in Chinese)
- [19] 赵伟超, 王志刚. 维生素 B₁₂ 研究进展 [J]. *中国畜牧兽医*, 2007, 34(10): 147-148.
Zhao W C, Wang Z G. Advances in Vitamin B₁₂ [J]. *China Zootechnica et Veterinaria*, 2007, 34(10): 147-148. (in Chinese)
- [20] Kennedy D G, Cannavan A, Molloy A, et al. Methylmalonyl-CoA mutase (EC5. 4. 99. 2) and methionine synthase (EC2. 1. 1. 13) in the tissues of cobalt-vitamin B₁₂ deficient sheep [J]. *Br J Nutr*, 1990, 64: 721-732.
- [21] Johnson E H, AL-Habsi K, Kaplan E, et al. Caprine hepatic lipidosis induced through the intake of low levels of dietary cobalt [J]. *Vet J*, 2004, 168: 174-179.