

不同温度型小麦强势和弱势籽粒 物质积累规律的研究

吕淑芳^{1,2}, 苗 芳², 白 龙²

(1 河南科技大学 农学院, 河南 洛阳 471003; 2 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘 要] **【目的】**分析不同温度型小麦强势和弱势籽粒灌浆期干物质、可溶性糖、淀粉和可溶性蛋白积累规律的差异,为不同温度型小麦的利用和优良品种的选育提供理论依据。**【方法】**选用 3 个冷型小麦品种“RB6”、“陕 229”、“小偃 6 号”和 3 个暖型小麦品种“9430”、“偃师 9 号”、“NR9405”,从扬花 3 d 开始到灌浆后期,取 6 个小麦品种的强势和弱势籽粒,分别测定干质量、可溶性糖、淀粉和可溶性蛋白含量,比较不同温度型小麦籽粒物质积累规律的差异。**【结果】**在小麦扬花-灌浆后期,冷型与暖型小麦强、弱势籽粒的干质量呈增长趋势,且冷型小麦强、弱势籽粒的干质量在灌浆期均较暖型小麦增长快;冷型与暖型小麦强、弱势籽粒可溶性糖含量变化曲线一致,均呈单峰曲线,扬花后 7 d 达到最大值,之后迅速下降,21 d 以后趋于平稳,最终二者可溶性糖含量没有明显差异;冷型与暖型小麦强、弱势籽粒淀粉和可溶性蛋白含量均呈增长趋势,从灌浆初期开始,冷型小麦各个品种籽粒淀粉和可溶性蛋白含量均高于暖型小麦。**【结论】**灌浆期冷型小麦强、弱势籽粒物质积累速度较暖型小麦强、弱势籽粒快,最终积累量也较高。

[关键词] 冷型小麦;暖型小麦;粒位;可溶性糖;淀粉;可溶性蛋白

[中图分类号] S512.101

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2010)12-0117-06

Study on superior and inferior grains among different temperature-type wheat accumulation

LÜ Shu-fang^{1,2}, MIAO Fang², BAI Long²

(1 College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China;

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

Abstract: **【Objective】**The research studied the difference among of dry weight, soluble sugar, starch and soluble protein substances superior and inferior grains of different temperature-type wheat accumulation to provide a basis for the utilization of wheat types and variety breeding. **【Method】**Field experiments were carried out in growth season, superior and inferior grains of three warm type wheats(9430, Yanshi 9, NR9405)and the three cold type wheats (RB6, Shaan229, Xiaoyan 6) were selected from flowering 3 days to filling stage. The dry weight, soluble sugar content, starch content and soluble protein content were measured. Differences of material accumulation in different temperature types of wheat grain were compared. **【Result】**From flowering to the later perior of filling, between cold type of wheat and warm type of wheat, the dry weight of superior and the inferior grain showed a trend of growth. The growth rate of the superior and the inferior grain of cold type wheat in filling was higher than that of warm-type; The vulnerable curve of soluble sugar content of cold, warm type of wheat in line showed a single peak curve, 7 days af-

* [收稿日期] 2010-04-23

[基金项目] 国家自然科学基金项目(30470333);西北农林科技大学科研项目(07ZR033)

[作者简介] 吕淑芳(1978—),女,河南洛阳人,讲师,硕士,主要从事植物生理学与生物化学研究。

E-mail:lvshufang780515@sina.com

[通信作者] 苗 芳(1965—),女,陕西蒲城人,副教授,博士,主要从事植物解剖学与作物生理学研究。

E-mail:miaofangmf@163.com

ter the flowering peak, followed by rapid decline, stabilized after 21 days. The changes in soluble sugar content in grain of cold and warm-type wheat showed there was no significant difference; The starch and soluble protein content of superior and inferior grains of cold and warm type wheat showed a trend of growth, from the early grain filling, cold type wheat grain starch and soluble protein content of various varieties were higher than those in warm type wheat. 【Conclusion】 The superior and inferior grains of three cold type wheat accumulated rapidly and ultimate substance content accumulation was higher than that of the superior and inferior grains of three warm type wheat.

Key words: cold type wheat; warm type wheat; grain position; soluble sugar; starch; soluble protein

不同小麦品种的遗传进化背景不同,因此在生理生态上表现出很大的差异。20 世纪 80 年代以来,国内外不少学者都发现,小麦有冷型与暖型之分,且冠层叶片温度偏低的小麦品种具有一些优良的生理特性,非常有利于小麦的高产^[1-4]。

根据冠层温度的高低,张嵩午^[1]以某个地区生产上长期起主导作用的小麦品种为对照,将整个灌浆成熟期间冠层温度与对照相当或持续偏低的小麦,称为冷型小麦;冠层温度较对照持续偏高的小麦,称为暖型小麦。多年的系统观测表明,不同类型小麦冠层的高、低温特性相当稳定,不因年份的更替和天气的变化而改变。

冷型小麦在籽粒灌浆期群体温度偏冷,这只是其比较引人注目的外在表现之一,而最重要的是,冷型小麦在许多与产量直接相关的生物学性状方面,有其独特的优良特性,集中表现在同化物生产性能、籽粒灌浆充实性能等方面^[2-9]。小麦籽粒的灌浆过程是小麦种子形成中重要的生理过程,其最终决定小麦籽粒的品质及产量。对不同小麦品种灌浆特性的准确分析,有助于揭示其生理过程的本质,也有助于对灌浆过程进行合理调控。

目前,关于冷、暖型小麦功能叶片的结构与生理特性、抗旱和抗连阴雨特性均有较详细的研究^[10-11],而关于冷、暖型小麦穗部生长发育特性的研究较少。为此,本试验以冷型和暖型小麦品种为供试材料,研究冷、暖型小麦强势和弱势籽粒灌浆期物质积累规律的差异,以期小麦的优质高产提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

以冷型小麦品种(材料)“陕 229”、“小偃 6 号”、“RB6”和暖型小麦品种“偃师 9 号”、“9430”、“NR9405”为参试材料。试验采用随机区组设计,重复 3 次,每小区 5 行,行长 2.67 m,行距 0.25 m,株距 0.03 m;试验地前作空茬,10 月上旬(最佳播期)

点播,按黄淮平原冬麦区品种比较试验的要求管理。

1.2 取样与测定方法

在每个小区选取 50 株生长状况一致并在同一天开花的麦穗,用彩色细绳标记,以便在后续的试验中取穗。每个品种每个小区于花后 3,7,10,14,17,21,24,28 和 35 d 采样,每个小区采 2 穗,每个品种共采 6 穗;剥出穗中部小穗第 2 位籽粒作为强势籽粒、小穗第 3 位籽粒作为弱势籽粒,测定鲜质量后烘干分别存放。由于糖、淀粉和蛋白质含量短期变化不明显,所以选取花后 3,7,14,21,28 和 35 d 测量,测定方法参照高俊凤^[12]的方法,其中可溶性糖含量和淀粉含量均用质量分数表示。

1.3 数据统计与分析

试验数据采用 Excell 软件处理,用 SPSS 软件进行数理统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同温度型小麦强势和弱势籽粒干质量的积累规律

从图 1、2 可以看出,6 个小麦品种强、弱势籽粒干质量随采收时间延后而逐渐增高。花后 7~35 d,冷型小麦强势籽粒干质量总体稍高于暖型小麦,尤其在花后 14~24 d,冷型小麦强势籽粒干质量增长速度显著快于暖型小麦;3 个暖型小麦品种强势籽粒的干质量排序为“NR9405”>“偃师 9 号”>“9430”,3 个冷型小麦品种灌浆后期强势籽粒最终干质量排序为“小偃 6 号”>“陕 229”>“RB6”。花后 17 d 到灌浆后期,冷型小麦品种弱势籽粒干质量明显高于暖型小麦,其中,冷型小麦“小偃 6 号”弱势籽粒干质量明显大于其他品种,另 2 个冷型小麦品种干质量基本相同;而 3 个暖型小麦品种弱势籽粒的干质量在灌浆中后期区别不大。与弱势籽粒不同,强势籽粒在小麦生长后期,干物质的积累速率开始减缓,而弱势籽粒仍能保持增长势头,这说明弱势籽粒干物质积累的持续增长能力较强。

经统计学分析,冷型与暖型小麦强势籽粒干质量在开花 17 d 后出现显著差异,显著性 F 值为

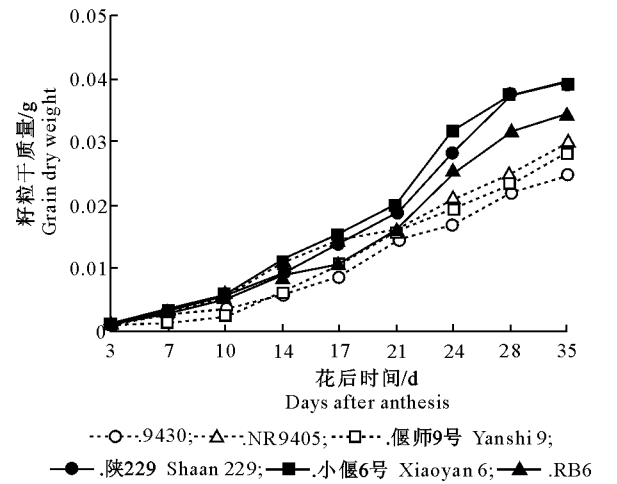


图 1 不同温度型小麦强势籽粒干质量的积累规律
Fig. 1 Accumulation of superior grain dry weight in different temperature type wheats

2.2 不同温度型小麦强势和弱势籽粒可溶性糖的积累规律

籽粒中可溶性糖含量不仅反映了叶源端同化物的供应能力,而且可以反映籽粒对同化物的转化与利用能力。由图 3、4 可以看出,随着籽粒灌浆进程的推进,冷型与暖型小麦强、弱势籽粒可溶性糖含量的动态变化趋势表现一致,均为单峰曲线,在开花后 7 d 达到最大值,之后迅速下降,花后 21 d 以后趋于平稳。图 3 显示,在整个灌浆过程中,开花后前 10 d,冷型小麦强势籽粒可溶性糖含量高于暖型小麦;

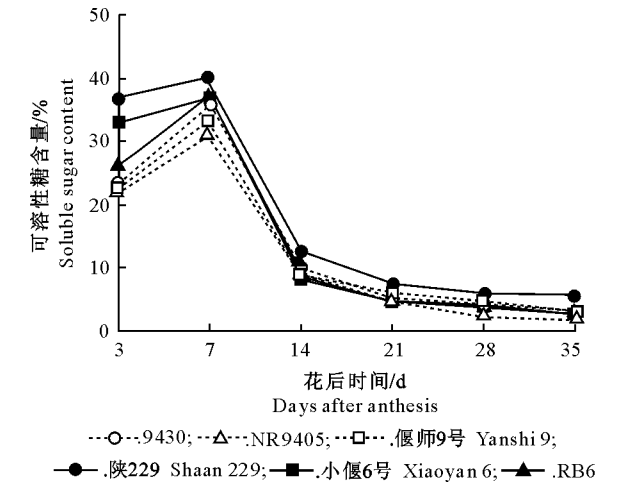


图 3 不同温度型小麦强势籽粒可溶性糖的积累规律
Fig. 3 Accumulation changes of superior grain soluble sugar content in different temperature type wheats

经统计学分析,冷型与暖型小麦强势籽粒可溶性糖含量在花后 3~7 d 差异显著,显著性 F 值为

15.83;二者弱势籽粒干质量在开花 21 d 后出现显著差异,显著性 F 值为 17.91。

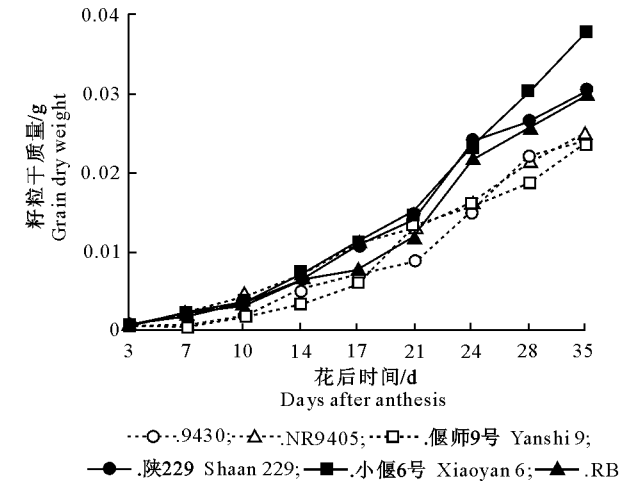


图 2 不同温度型小麦弱势籽粒干质量的积累规律
Fig. 2 Accumulation of inferior grain dry weight in different temperature type wheats

花后 10 d 至灌浆后期,二者可溶性糖含量没有明显差别。由图 4 可以看出,弱势籽粒在开花后前 14 d,冷型小麦可溶性糖含量高于暖型小麦;14 d 以后,二者可溶性糖含量没有明显差别。冷型小麦品种弱势籽粒可溶性糖含量以“陕 229”最大,“小偃 6 号”和“RB6”差异不显著,表明灌浆后期弱势籽粒对同化物的转化能力具有差异性。暖型小麦品种弱势籽粒可溶性糖含量在扬花期稍有差别,花后 7 d 达到峰值后降低速度基本一致,各品种间没有明显差别。

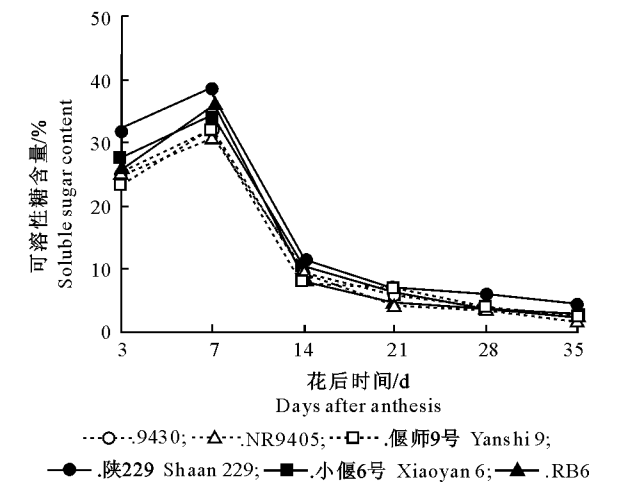


图 4 不同温度型小麦弱势籽粒可溶性糖的积累规律
Fig. 4 Accumulation changes of inferior grain soluble sugar content in different temperature type wheats

9.13;弱势籽粒在花后 7 d 时差异显著,显著性 F 值为 14.38。

2.3 不同温度型小麦强、弱勢籽粒淀粉的积累规律

如图 5、6 所示,冷型与暖型小麦强、弱勢籽粒淀粉含量变化均呈“S”型逐渐增加,即花后 7 d 以前上升缓慢,花后 7~28 d 迅速上升,之后上升又趋缓慢。冷型小麦的强势和弱勢籽粒在花后 7~21 d 为淀粉含量迅速上升期,此后一直维持较高的淀粉含量,灌浆中后期仍有较大幅度的增长;而暖型小麦的强势和弱勢籽粒淀粉含量迅速上升阶段在花后 7~28 d,之后合成缓慢。整个灌浆过程中,暖型小麦的强势和弱勢籽粒淀粉含量均低于冷型小麦,至灌浆后期,暖型小麦强势籽粒淀粉平均含量比冷型小麦

低 10.6%左右,而弱勢籽粒没有大的差异。可见,冷型小麦将可溶性糖转化为淀粉的能力较暖型小麦强,且冷型小麦最后贮存的淀粉含量较高。

经统计学分析,冷型与暖型小麦强势籽粒淀粉含量变化在开花 14 d 以后差异显著,显著性 F 值为 26.88;弱勢籽粒在灌浆后期淀粉含量差异不显著。

2.4 不同温度型小麦强、弱勢籽粒可溶性蛋白的积累规律

不同温度型小麦强、弱勢籽粒可溶性蛋白的积累规律见图 7 和图 8。

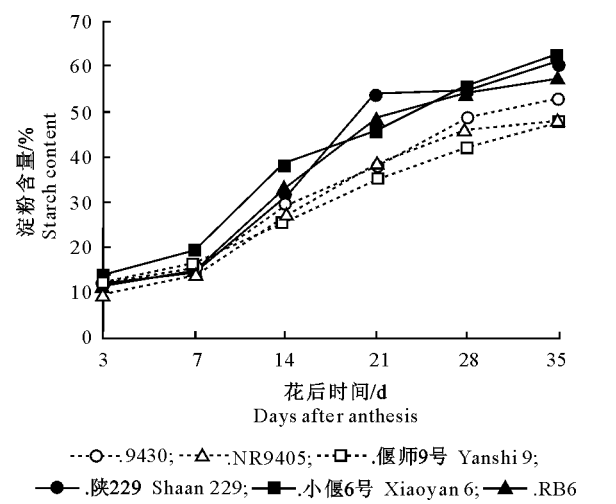


图 5 不同温度型小麦强势籽粒淀粉的积累规律
Fig. 5 Accumulation of superior grain starch increasing in different temperature type wheats

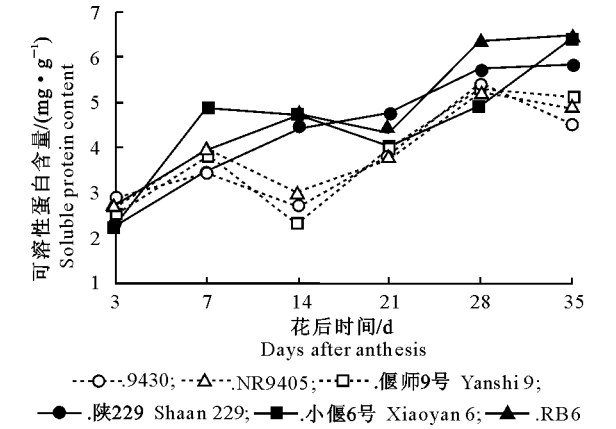


图 7 不同温度型小麦强势籽粒可溶性蛋白的积累规律
Fig. 7 Accumulation of superior grain soluble protein content in different temperature type wheats

图 7、8 显示,小麦扬花至灌浆后期,冷型和暖型小麦强、弱勢籽粒可溶性蛋白含量变化趋势一致,即表现为上升—下降—上升—下降的“M”型曲线。开

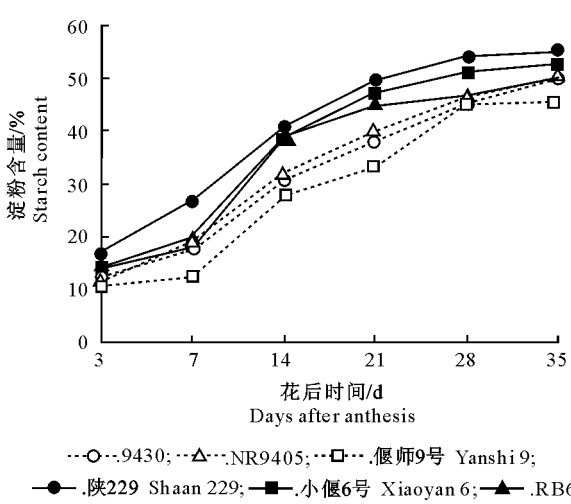


图 6 不同温度型小麦弱勢籽粒淀粉的积累规律
Fig. 6 Accumulation of inferior grain starch content in different temperature type wheats

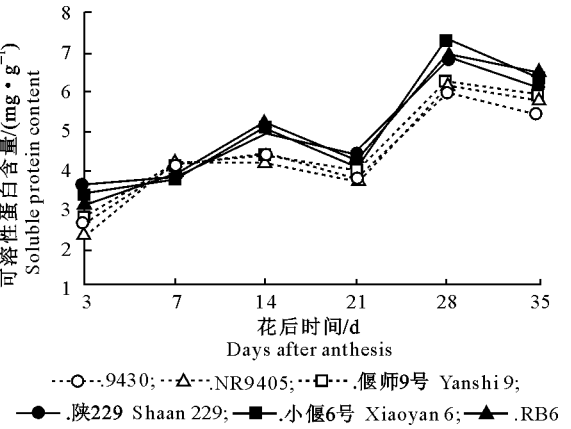


图 8 不同温度型小麦弱勢籽粒可溶性蛋白的积累规律
Fig. 8 Accumulation of inferior grain soluble protein content in different temperature type wheats

花 7 d 后,冷型与暖型小麦强势籽粒可溶性蛋白含量上升和下降的时间表现出明显差异,这可能与冷型小麦开花期延后有很大关系。至灌浆后期,3 个

冷型小麦品种强势籽粒的平均可溶性蛋白含量明显高于 3 个暖型小麦品种;但冷型与暖型小麦品种弱势籽粒可溶性蛋白含量差异不大。

经统计学分析,冷型与暖型小麦强势籽粒可溶性蛋白含量在花后 14 和 35 d 时表现出明显差异,显著性 F 值分别为 29.13 和 18.22;但二者的弱势籽粒可溶性蛋白含量差异始终不显著。

3 讨 论

3.1 冷型与暖型小麦相同粒位籽粒生理特性分析

与暖型小麦相比,冷型小麦在灌浆期叶片的功能期较长,净光合速率高,运输系统良好,为灌浆提供了充足的源物质供应^[2,11]。本研究结果表明,冷型小麦与暖型小麦相同粒位的灌浆特征表现为,冷型小麦籽粒干质量增加快、可溶性糖下降速度迅速、淀粉和蛋白质的最终累积量高,这一结果与张荣萍^[13]的研究结果相同。从冷型与暖型小麦强、弱势籽粒统计分析数据上看,冷型与暖型小麦的弱势籽粒在灌浆特性方面差异更大。这一方面可能与不同品种的遗传基因有关,另一方面与冷、暖型小麦本身源-库关系的协调及外在环境因素的影响密切相关。另外,冷型与暖型小麦强势籽粒在可溶性蛋白积累方面表现出更大的差异,这可能与冷型小麦开花灌浆期延后有很大的关系;而籽粒干质量的差异则与冷、暖型小麦灌浆过程中胚乳细胞的增殖密切相关。

3.2 冷型与暖型小麦不同粒位籽粒灌浆特性分析

在整个灌浆期,冷型与暖型小麦强势籽粒干质量均大于弱势籽粒。强势籽粒发育较早,在开花后 7~21 d 可溶性糖含量迅速下降,而淀粉积累速率加快,因而具有更强的淀粉合成能力。强、弱势籽粒的干质量及淀粉积累在花后 7 d 就表现出明显差异,弱势籽粒明显低于强势籽粒。小麦强势籽粒的蛋白质含量和积累量也均显著高于弱势籽粒。以往认为这种差异是同化物供应或蔗糖有效性不同所致。张秋英等^[14]研究后则认为,源的供应能力是淀粉积累的主要因素。本研究结果表明,强势籽粒在灌浆前、中期拥有更高含量的淀粉直接合成底物——蔗糖,因而具有更强的淀粉合成能力。在籽粒可溶性糖消耗最旺盛的时期,即花后 7~21 d,弱势籽粒的可溶性糖含量显著高于强势籽粒,而这一时间恰与淀粉积累速率高峰出现时间相吻合。该结果与杨建昌^[15]在水稻上的研究结论一致。由此认为,弱势籽粒之所以淀粉积累量低,积累速率慢,与其淀粉合成能力较弱有关。

另外,武翠等^[16]研究发现,强势籽粒的灌浆表现可较多地反映其基因型特征,而弱势籽粒受内外环境影响较大,弱势籽粒后期光合能力下降或不充分,可能是造成其与强势籽粒存在灌浆差异的原因所在,这种差异的产生与小麦品种本身的生理特性和环境因子密不可分;此外,可能也与强、弱势籽粒开花、灌浆的起始时间不同有关。本研究发现,与强势籽粒相比,冷型与暖型小麦弱势籽粒在灌浆过程中的差异表现更明显,冷型小麦弱势籽粒灌浆期较长,有更大的库容,但最终干质量增加不明显,瘪粒现象严重。如何提高冷型小麦源的供应能力,以及了解冷型与暖型小麦灌浆差异的内部机制,均有待进一步研究。

[参考文献]

- [1] 张嵩午. 冷型小麦的概念 特性 未来 [J]. 中国科学基金, 2006, 12(4): 210-214.
Zhang S W. Concept, characteristics and future of cooler typal wheat [J]. Science Foundation in China, 2006, 12(4): 210-214. (in Chinese)
- [2] 张嵩午, 王长发. 冷型小麦及其生物学特性 [J]. 作物学报, 1999, 25(5): 608-615.
Zhang S W, Wang C F. Cold type wheat and its biological characteristics [J]. Acta Agronomica Sinica, 1999, 25(5): 608-615. (in Chinese)
- [3] Blum A, Mayer J, Gozlan G. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat [J]. Field Crops Res, 1982, 5: 137-146.
- [4] Delorenzi F, Stanghellini C, Pitacco A. Water shortage sensing through infrared canopy temperature timely detection is imperative [J]. Acta Hort, 1993, 335: 373-380.
- [5] Saadalla M M, Alderfasi A A. Infrared thermal sensing as a screening criterion for drought tolerance in wheat [J]. Ann Agric Sci, 2000, 5: 421-437.
- [6] Jackson R D, Idso S B, Reginato R J, et al. Canopy temperature as a crop water stress indicator [J]. Water Resour Res, 1981, 17: 1133-1138.
- [7] Gardner B R, Blad B L, Watts D G. Plant and air temperature in differentially irrigated corn [J]. Agric Meteorol, 1981, 25: 207-217.
- [8] 刘 云, 宇振荣, 孙丹峰, 等. 小麦冠层温度的不同及其影响因素 [J]. 农业工程学报, 2004, 20(3): 63-69.
Liu Y, Yu Z R, Sun D F, et al. Difference of wheat canopy temperature and their factors [J]. Journal of Agricultural Engineering, 2004, 20(3): 63-69. (in Chinese)
- [9] 张嵩午, 王长发, 冯佰利, 等. 灾害性天气下小麦低温种质的性状表现 [J]. 自然科学进展, 2001, 11(10): 1068-1073.
Zhang S W, Wang C F, Feng B L, et al. Some traits of low temperature germplasm wheat under extremely unfavorable weath-

er conditions [J]. Progress in Natural Science, 2001, 11(10): 1068-1073. (in Chinese)

[10] 苗 芳, 张高午, 王长发, 等. 低温小麦种质叶片结构及某些生理特性 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(3): 408-412.
Miao F, Zhang S W, Wang C F, et al. Leaf structure and some physiologic charateristics of low temperature wheat germplasm [J]. Journal of Applied Ecology, 2006, 17(3): 408-412. (in Chinese)

[11] 姜 东, 于振文, 李永庚, 等. 高产小麦强势和弱势籽粒淀粉合成相关酶活性的变化 [J]. 中国农业科学, 2002, 35(4): 378-383.
Jiang D, Yu Z W, Li Y G, et al. Dynamic changes of enzyme activities involving in starch synthesis in superior and inferior grains of high-yield winter wheat [J]. Science Agricultura Sinica, 2002, 35(4): 378-383. (in Chinese)

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
Gao J F. Guidance of plant physiology experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006. (in Chinese)

[13] 张荣萍. 不同温度型小麦的源/库特征及其关系之研究 [D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2002.

Zhang R P. Study on different temperature typical wheat, source-sink characteristics and their hip [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2002. (in Chinese)

[14] 张秋英, 刘 娜, 金 剑, 等. 春小麦籽粒淀粉和蛋白质积累与底物供应的关系 [J]. 麦类作物学报, 2000, 29(1): 55-58.
Zhang Q Y, Liu N, Jin J, et al. Relationship between starch, protein accumulation and substrate supply during grain filling in spring wheat [J]. Journal of Triticeae Crops, 2000, 29(1): 55-58. (in Chinese)

[15] 杨建昌. 亚种间杂交稻籽粒灌浆特性及其生理的研究 [J]. 中国农业科学, 1998, 31(1): 7-14.
Yang J C. Study on inter-subspecific hybrid rice characteristics and physiological in grain filling [J]. Science Agricultura Sinica, 1998, 31(1): 7-14. (in Chinese)

[16] 武 翠, 邵国军. 不同发育时期水稻强、弱势粒灌浆速率的遗传分析 [J]. 中国农业科学, 2007, 40(6): 1135-1141.
Wu C, Shao G J. Genetic analysis of grain filling rate in different growth stages of superior and inferior grains in rice [J]. Science Agricultura Sinica, 2007, 40(6): 1135-1141. (in Chinese)

(上接第 116 页)

[12] 王振林, 贺明荣, 尹燕枰, 等. 晚播小麦灌浆期光合物质同化、分配及群体调节的效应 [J]. 作物学报, 1997, 23(3): 257-262.
Wang Z L, He M R, Yin Y P, et al. Assimilating and partitioning of the photosynthates in late sown winter wheat at grain filling and their response to plant population density [J]. Acta Agron Sin, 1997, 23(3): 257-262. (in Chinese)

[13] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 125-127, 182-185.
Li H S. Principle and technical of physiological and biochemical experiment of plants [M]. Beijing: Higher Education Publishing House, 2000: 125-127, 182-185. (in Chinese)

[14] 国家质量监督检验检疫总局. GB/T 5511—1985 粮食、油料检验: 粗蛋白质测定法 [S].
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China. GB/T 5511—1985 Inspection of grain and oilseeds: methods for determination of crude protein [S]. (in Chinese)

[15] 李春燕, 蒋小忠, 张 影, 等. 密度与氮肥运筹对宁麦 9 号氮代谢的调控效应 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2007, 28(2): 42-46.
Li C Y, Jiang X Z, Zhang Y, et al. Effects of plant density and nitrogen application metabolism of wheat varieties Ningmai 9 [J]. J Yangzhou Univ: Agric & Life Sci Ed, 2007, 28(2): 42-46. (in Chinese)

[16] Scheible W R, Gonzalez-Fontes A, Lauerer M. Nitrate acts as signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco [J]. Plant Cell, 1997, 9: 783-798.

[17] 同翠萍, 张永清, 张定一, 等. 播期和种植密度对强、中筋冬小麦蛋白质组分及品质性状的影响 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(8): 1733-1740.
Yan C P, Zhang Y Q, Zhang D Y, et al. Effects of sowing date and planting density on the grain's protein component and quality of strong and medium gluten winter wheat cultivars [J]. Chin J Appl Ecol, 2008, 19(8): 1733-1740. (in Chinese)

[18] 于文明, 于振文, 魏守江. 施氮量和基本苗对小麦干物质积累量和产量及氮肥利用率的影响 [J]. 山东农业科学, 2006(4): 35-37.
Yu W M, Yu Z W, Wei S J. Effect of density on yield and quality in wheat at different nitrogen fertilizer rate and its physiological basis [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2006(4): 35-37. (in Chinese)

[19] Osaki M, Makoto L, Toshiaki T. Ontogenetic changes in the contents of Ribulose-1, 5-Bisphosphate carboxylase/oxygenase, phosphoenolpyruvate carboxylase, and chlorophyll in individual leaves of maize [J]. Soil Sci Plant Nutr, 1995, 41: 285-293.