

小麦非结构性碳水化合物分配对水分胁迫的生理响应

苏李维 李 胜* 马绍英 王雅梅 曹宝臣

(甘肃农业大学生命科学技术学院/甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 兰州 730070)

摘要 以‘西旱2号’小麦为试材,采用水分胁迫和复水处理方法,研究了小麦发育过程中不同水分胁迫下非结构性碳水化合物(NSC)在小麦旗叶、茎、叶鞘等器官中的动态变化,以及籽粒中碳代谢相关酶(可溶性淀粉合成酶 SSS 和淀粉粒结合态合成酶 GBSS)活性的变化.结果表明:不同程度水分胁迫对小麦旗叶、茎、叶鞘等器官中蔗糖含量无显著影响.随水分胁迫的深入,花后 12~18 d 旗叶中淀粉含量显著增加;水分胁迫缩短了花后茎和叶鞘中淀粉的积累时间,抑制了茎中淀粉的转化和分配;而叶鞘中淀粉的积累逐渐增大,在中度水分胁迫下积累提前终止.在水分胁迫初期,各营养器官中的 NSC 含量为旗叶>茎>叶鞘;随着水分胁迫的深入,各营养器官中的 NSC 含量为茎>旗叶>叶鞘.小麦主要营养器官中 NSC 的分配速率及主要代谢酶的变化可能是小麦对水分胁迫的一种生理调节反应.

关键词 水分胁迫;小麦;非结构性碳水化合物

文章编号 1001-9332(2015)06-1759-06 **中图分类号** S152 **文献标识码** A

Physiological response of the distribution of non-structural carbohydrates to water stress in wheat. SU Li-wei, LI Sheng, MA Shao-ying, WANG Ya-mei, CAO Bao-chen (*Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland Crop, College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2015, 26(6): 1759-1764.

Abstract: In this paper, the spring wheat (cv. Xihan No. 2) was taken as research material to investigate the dynamic changes of the non-structural carbohydrates (NSC) in flag leaves, stems and leaf sheaths and activities of carbon-metabolizing enzymes (SSS, GBSS) in grains during wheat development process under various water stresses by water stress and re-watering treatment methods. The results indicated that various water stresses had no significant effects on the sucrose contents in flag leaves, stems, leaf sheaths and other organs of wheat. With the increase of water stress, the content of starch in flag leaves was significantly increased within 12-18 d after flowering. Water stress shortened the starch accumulation period in stems and sheaths after flowering and inhibited the transformation and distribution of starch in wheat stems. The accumulation of starch in sheath also gradually increased, which was early terminated under moderate water stress. At the beginning of the water stress, the contents of NSC in vegetative organs were listed as: flag leaves > stems > leaf sheaths. With the increase of water stresses, the NSC contents in vegetative organs were listed as: stems > flag leaves > leaf sheaths. We could conclude that the changes in main NSC (sugar, starch) distribution and carbon-metabolism enzyme activities was a kind of physiological regulation response of wheat to water stresses.

Key words: water stress; wheat; non-structural carbohydrates.

小麦是世界上栽培最早的农作物之一.作为我国主要的农作物,小麦的生产直接影响着我国粮食的产量.近年来,随着我国人口的增长和人民生活水平的提高,人们对粮食的需求量迅速增加.然而,水

分亏缺严重影响了我国北方地区作物的正常生长^[1],成为我国农业生产中面临的重要限制因素.因此,研究水分胁迫下小麦非结构性碳水化合物的分配规律,对小麦的抗旱性研究具有重要意义.

小麦的抗旱性是多种因素共同作用的结果^[2].小麦产量的高低既取决于开花后的光合生产能力,

* 通讯作者. E-mail: lish@gsau.edu.cn
2014-05-29 收稿,2015-03-20 接受.

又决定于开花前碳水化合物的积累和开花后向籽粒的同化速率.碳水化合物(carbohydrate)按其存在形式可分为结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC)和非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)^[3-5].碳水化合物可为植物不同代谢提供能量和碳架,但受水分影响较大^[6-7].植物组织中的NSC含量是植物碳吸收(光合同化)与碳消耗(生长和呼吸消耗)关系的一种量度^[3,8].NSC(主要包括蔗糖、淀粉等)是植物生命活动的主要反应物质,参与机体的新陈代谢.植物体内的碳水化合物主要以蔗糖的形式运输;淀粉是植物体内光合产物的主要贮藏形式.碳水化合物不仅可以通过渗透调节来缓冲逆境胁迫对小麦造成的伤害,也是小麦籽粒灌浆所需的重要碳源,尤其是在小麦生育后期,当水分胁迫等逆境严重影响小麦的正常光合作用时,小麦营养器官中暂时贮存的碳水化合物缓解了籽粒形成过程中对能量的需求.其次,作为暂时性贮藏器官的小麦茎和叶鞘,其物质分配的高低与籽粒形成过程中物质再分配时缓冲能力的大小,以及水分胁迫下贮藏物质对代谢源(叶片)碳水化合物的供应与代谢库(籽粒)需求之间的关系,是小麦高产优质栽培过程中关注的主要问题.而小麦籽粒的成熟过程主要是碳水化合物的合成和积累过程^[9],可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉粒结合态合成酶(GBSS)作为影响碳代谢过程的关键酶,直接影响小麦的产量^[10].

目前,国内外对NSC的研究主要集中在植物逆境生长时在旗叶、茎、叶鞘等营养器官中含量的变化上^[9],而对水分胁迫下小麦NSC的分配及碳代谢相关酶的研究报道相对较少.本试验通过分析不同水分胁迫处理下小麦NSC、碳代谢相关酶的动态变化,探讨水分胁迫对小麦碳水化合物合成与分配的影响,以期对小麦的高产优质栽培提供一定的理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2013年4—7月在甘肃农业大学校内试验基地进行.采用塑料桶桶栽种植,桶径30 cm、高26 cm.土壤为沙壤土,试验前的土壤养分状况:硫酸钾 $0.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,尿素 $0.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,过磷酸钙 $0.75 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$.肥料与选用的土壤混匀后直接施入桶中.每桶装过筛土12 kg,每桶12穴,每穴3粒,每处理15桶,常规栽培管理.

供试的小麦品种为旱地品种‘西早2号’,由甘肃农业大学农学院提供.

1.2 试验设计

试验开始前挑选籽粒饱满的小麦种子,于2013年4月2日播种.‘西早2号’小麦的生育期为出苗期4月17日,孕穗期5月28日(5月30日开始控水),开花期6月11日,灌浆期6月20日(6月15日开始复水).从播种到拔节前,所有盆栽小麦均充分供水,自孕穗期开始控水,至灌浆期土壤含水量达到试验处理的含水量.控水采用称量法,每处理选10桶,试验设 T_1 、 T_2 、 T_3 、 T_4 4个水分胁迫处理,并以生育期充足供水为对照(CK),土壤含水量维持在田间持水量的70%~75%.其中, T_1 :开花前轻度水分胁迫(土壤含水量为田间持水量的55%~60%),灌浆期(花后4 d)复水; T_2 :开花前轻度水分胁迫(土壤含水量为田间持水量的55%~60%),直到成熟; T_3 :开花前中度水分胁迫(土壤含水量为田间持水量的45%~50%),灌浆期(花后4 d)复水; T_4 :开花前中度水分胁迫(土壤含水量为田间持水量的45%~50%),直到成熟.

处理后选择长势一致的植株,分别于花后的6、12、18、24、30 d取样,籽粒测定于花后21、28、35 d取样,迅速将样品经液氮速冻后置于 $-60 \text{ }^\circ\text{C}$ 冰箱中贮藏备用.

1.3 测定项目及方法

1.3.1 NSC含量的测定 NSC主要包括蔗糖和淀粉.其中蔗糖的提取和测定采用间苯二酚比色法^[11],淀粉的测定采用蒽酮比色法^[12].

1.3.2 可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉粒结合态合成酶(GBSS)活性的测定 SSS的提取和活性测定参照Wardlaw等^[13]的方法.GBSS的提取和活性测定参照Nakamura等^[14]的方法.

同时,测量小麦的千粒重、穗粒数、果穗质量和单株果穗数.

1.4 数据处理

采用Microsoft Excel 2003软件对数据进行处理和作图,并用SPSS 17.0软件对数据进行统计分析,采用AVONA法检验处理间的差异显著性($\alpha = 0.05$),采用Duncan法进行多重比较.

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对小麦营养器官中NSC含量的影响

2.1.1 对小麦营养器官中蔗糖分配的影响 由图1可以看出,在小麦发育过程中,其旗叶、茎、叶鞘中蔗

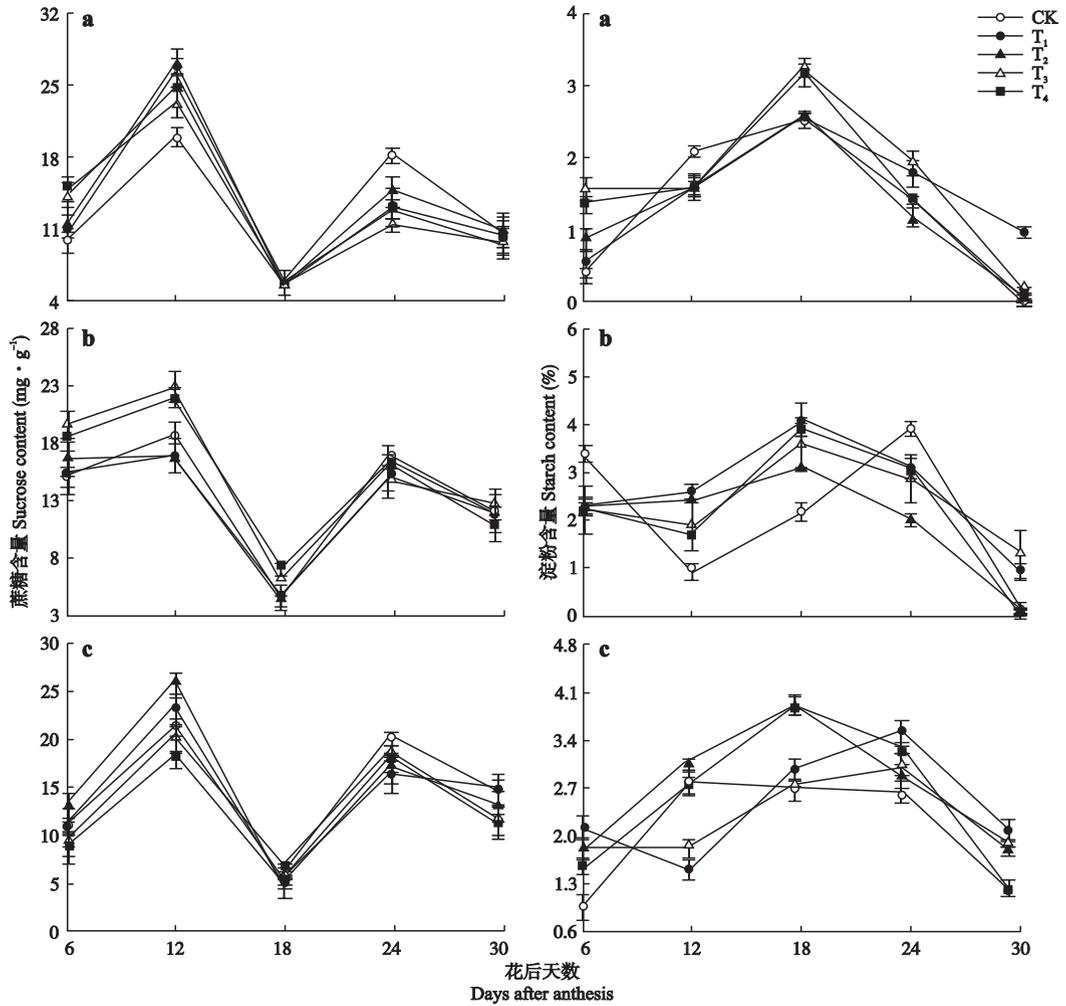


图 1 水分胁迫对小麦营养器官中蔗糖和淀粉含量的影响

Fig.1 Effects of water stress on wheat vegetative organ sucrose and starch content.

a) 旗叶 Flag leaf; b) 茎 Stem; c) 叶鞘 Sheath. 下同 The same below.

糖含量的变化均呈“双峰”曲线,且叶鞘与茎中蔗糖含量的变化基本相同。花后 6~12 d,不同水分胁迫处理的旗叶、茎、叶鞘中的蔗糖含量均呈上升趋势,且 T_1 、 T_2 处理的旗叶中蔗糖含量增速最快,但 T_3 处理的增速小于 T_4 ;在花后 12~18 d,不同胁迫处理的旗叶中蔗糖含量迅速下降,且 T_2 胁迫下的下降幅度与其他处理差异显著 ($P < 0.05$);在 18~30 d, T_2 处理的蔗糖含量均高于其他处理。这说明轻度的水分胁迫可以刺激小麦花后初期旗叶中蔗糖的累积,在花后至产量形成期,轻度持续的水分胁迫可以促进机体代谢,使蔗糖的合成和输送速度加快,但不同水分胁迫下的差异不显著 ($P > 0.05$)。

在灌浆前期, T_3 、 T_4 胁迫下茎中的蔗糖含量均高于 CK、 T_1 、 T_2 处理。而在灌浆中后期,小麦籽粒产量基本形成,光合产物分配中籽粒的竞争能力下降,因而各器官的分配无明显变化,茎中的蔗糖含量较为

稳定。

2.1.2 对小麦营养器官中淀粉含量的影响 在小麦发育过程中,不同水分胁迫下小麦旗叶中的淀粉含量呈先升后降的趋势;接近成熟期后,旗叶中淀粉含量稳定在较低水平。花后 6~18 d,旗叶中淀粉含量呈上升趋势, T_3 处理后淀粉含量变化显著 ($P < 0.05$); T_4 处理过程中,小麦旗叶在花后早期淀粉积累最小,花后 18~30 d,不同水分胁迫后淀粉含量均持续下降(图 1)。

茎中的淀粉含量呈降-升-降的趋势,且不同水分胁迫下的变化时间不同。花后 6~12 d,各胁迫处理下小麦茎中淀粉含量均急剧下降,与 CK 相比,不同的水分胁迫差异显著 ($P < 0.05$)。花后 12~30 d,各胁迫下淀粉含量均呈“单峰”曲线变化,CK 的淀粉积累高峰出现较晚。在 24~30 d,小麦茎中的淀粉含量逐渐下降,但 T_4 处理变化最小,为 53.9%。

在籽粒灌浆前期(花后6~18 d),小麦叶鞘中的淀粉含量与旗叶变化基本相同,但 T_3 、 T_4 处理下叶鞘中淀粉含量略高于其他处理($P<0.05$).花后12~30 d,不同程度胁迫下淀粉含量的变化均成“单峰”曲线, T_1 、 T_2 处理的峰值出现在花后24 d,略晚于 T_3 、 T_4 处理,但 T_3 、 T_4 处理淀粉的峰值高于其他处理.这说明轻度、中度水分胁迫可以促进叶鞘中淀粉的积累,并且中度水分胁迫可以促进灌浆前期叶鞘中淀粉较早的积累.

2.2 水分胁迫对籽粒中淀粉粒结合态合成酶(GBSS)和可溶性淀粉合成酶(SSS)的影响

由图2可以看出,随着小麦籽粒的建成,籽粒的GBSS活性随时间的推移逐渐降低.在21~28 d, T_1 、 T_2 处理的GBSS活性基本稳定,而CK、 T_3 、 T_4 处理的GBSS均呈下降趋势,可能此时旗叶中淀粉的积累速度减弱,信号反馈使GBSS活性降低.花后28~35 d, T_1 、 T_2 、 T_4 处理的GBSS活性迅速下降,与CK相比差异显著($P<0.05$).这说明随着时间的推移,小麦籽粒逐渐形成,代谢库(籽粒)对同化物的竞争能力减弱,信号调解使GBSS活性降低.但轻度的水分胁迫后,小麦的GBSS活性在花后21~28 d保持稳定;随着时间的推移,小麦产量逐渐形成,GBSS活性降低.

不同水分胁迫下SSS酶活性均呈下降趋势,但

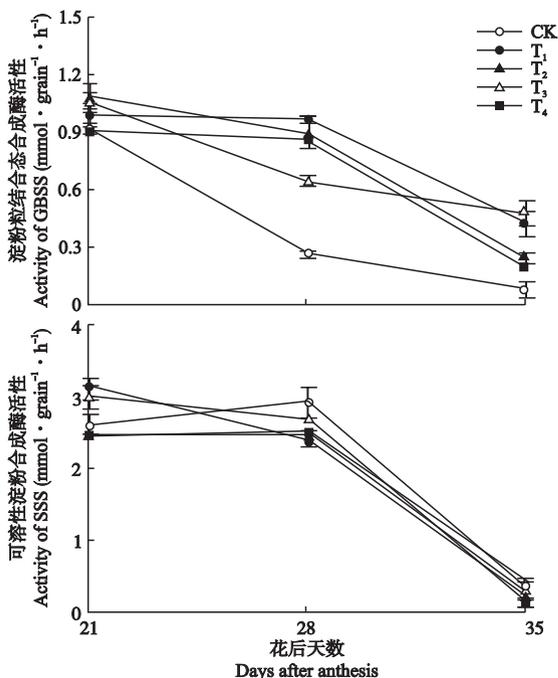


图2 水分胁迫对小麦籽粒中淀粉粒结合态合成酶(GBSS)和可溶性淀粉合成酶(SSS)酶活性的影响

Fig.2 Effects of water stress on wheat starch GBSS and SSS activity.

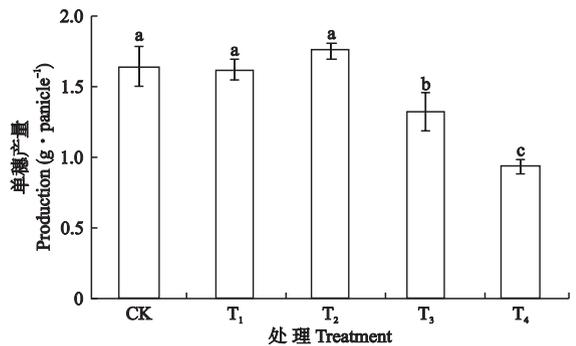


图3 干旱胁迫对小麦产量的影响

Fig.3 Effects of drought stress on wheat yield.

在28~35 d,小麦旗叶、茎、叶鞘中淀粉含量变化明显($P<0.05$).从整个发育过程来看,一定程度的水分胁迫可以提高花后初期(21~28 d)SSS的活性,但灌浆后期活性显著降低.

2.3 水分胁迫对小麦产量的影响

由图3可以看出,轻度的水分胁迫促进了小麦机体代谢,提高了小麦产量,且与CK差异不显著;轻度的水分胁迫抑制了植物对碳的同化,但植物体内碳水化合物含量却呈增加趋势.这是因为相关酶活性的提高,使蔗糖的合成加速^[15].由 T_1 、 T_2 处理可知,持续轻度水分胁迫后复水会明显抑制小麦的产量,且中度水分胁迫会导致灌浆期复水与持续胁迫处理的小麦产量持续下降.

在小麦籽粒形成初期,各营养器官中的蔗糖、淀粉含量为茎>叶鞘>旗叶;随着籽粒成熟,营养器官中的NSC含量为:叶鞘>茎>旗叶.这是由于光合作用合成的碳水化合物以蔗糖的形式运输至鞘,最后以淀粉的形式贮藏,以供籽粒形成所需.

3 讨论

3.1 水分胁迫对小麦主要NSC分配的影响

水分胁迫对植物生长的影响是非常复杂的,植物往往通过一系列生理反应来应对不同程度的水分胁迫^[16].小麦的抗旱性是一个复杂的生物学性状^[17].而“源-库”关系协调发展是小麦高产的生物学基础^[18],其充足的源和较强的库是作物高产的必要条件^[19].小麦开花之后,其体内主要的光合产物是NSC,而NSC在植物体内的含量和浓度直接反映了植物的碳供应状态^[20],可以表征植物生长和存活的能力以及应对外界胁迫的缓冲能力^[21-22].而蔗糖、淀粉等NSC是构成籽粒产量的重要组成成分,主要来源于茎和叶鞘的贮藏物质和开花后的光合产物^[23].叶片的光合产物是籽粒灌浆物质的重要来

源,旗叶作为主要的光合器官,其蔗糖含量的高低反映了代谢源对同化物的供应情况。本研究结果表明,在开花后至籽粒成熟期,小麦旗叶、茎、叶鞘中的蔗糖含量呈“双峰”曲线变化。各营养器官在花后初期 NSC 的积累速度为:旗叶>叶鞘>茎。随着籽粒的形成,各营养器官中蔗糖、淀粉不断转化,随着籽粒的逐渐成熟,各营养器官中的 NSC 含量为:叶鞘>茎>旗叶。

随着胁迫的深入,叶片水势下降,机体 NSC 比集运量(specific mass transfer, SMT)下降,小麦减产。在小麦的生育期中,花后机体发育成熟,旗叶等器官代谢旺盛,NSC 快速积累,含量升高;但随着籽粒的形成与灌浆的启动,大量 NSC 向代谢库(籽粒)转移,此时,籽粒同化 NSC 的能力最强,机体 NSC 含量迅速下降;随着籽粒的逐渐形成,其对 NSC 的同化能力逐渐减弱,同化量减小,NSC 含量升高。伴随灌浆的完成,机体各主要器官代谢减弱,同时消耗增大,NSC 的合成减慢。本研究中,中度的水分胁迫显著降低了花后各器官中蔗糖的含量,可能是持续的中度胁迫后,灌浆期复水不利于旗叶中蔗糖的积累;而轻度的水分胁迫可以促进旗叶、茎、叶鞘中蔗糖的积累。

小麦旗叶、茎、叶鞘等器官中的淀粉含量在胁迫后均显著高于 CK,说明一定程度的水分胁迫在接近籽粒成熟期抑制了营养器官中淀粉的分解和转移。前人研究认为,小麦籽粒中蔗糖的含量与淀粉的合成存在一定的关系。一般情况下,水分胁迫可以促进小麦在灌浆前、中期籽粒中蔗糖含量的积累,减少小麦灌浆后期籽粒的蔗糖含量^[24]。而本试验结果表明,干旱胁迫明显促进小麦花后初期籽粒中蔗糖、淀粉的积累,但对后期器官中蔗糖的影响不大。这可能是由于‘西早 2 号’小麦的抗旱特性,经轻度的胁迫,代谢库对同化产物的竞争能力较强,致使光合产物较快地分配给籽粒,而在茎中的分布较少;在中度胁迫后,植株为了抵抗胁迫逆境,大量的光合产物缓慢地分配给籽粒,同时分布于茎等器官中以抵抗水分胁迫,适应新的生存环境,抑制生长后期淀粉的分解与转移。总之,植物光合作用的产物一部分用于组织和器官的生长和呼吸,另一部分贮藏起来,供植物饥饿或制造养分受到障碍时利用^[25]。而大量盈余的碳水化合物作为 NSC 储存在植物体内,参与各项生理活动。在中度胁迫下,小麦由于水分不足引起光合作用下降,光合产物供给不足,植物体各器官中 NSC 消耗增加^[26],SMT 降低,最终导致减产。

3.2 水分胁迫对小麦籽粒碳代谢主要相关酶的影响

植物体蔗糖和淀粉的分配主要由 GBSS 和 SSS 酶进行调节,同时也受环境因素的干扰。本试验结果表明,在小麦灌浆前期进行适当的水分胁迫能够促进小麦旗叶中蔗糖的转化和运输。同时,小麦籽粒中淀粉的积累主要依赖于库强。而库强主要由库容量和库活性决定。库活性通常指碳代谢过程中涉及的相关酶的活性。有研究指出,干旱胁迫能够影响小麦籽粒中碳代谢酶的活性,这与小麦籽粒的灌浆时期有着密切的联系^[27]。本研究表明,一定程度的水分胁迫有利于提高灌浆前籽粒中淀粉的合成,而小麦灌浆前期籽粒中 SSS、GBSS 等酶活性的变化显著,在小麦灌浆后期的酶活性出现下降的趋势^[28-29]。灌浆后期,水分胁迫降低了碳代谢酶的活性,使小麦籽粒中的淀粉含量下降。这表明水分胁迫有利于提高灌浆前期籽粒淀粉的合成能力,但抑制了后期淀粉的合成。

总之,适度的水分胁迫可以显著提高 GBSS 的活性,但持续时间缩短,从而抑制淀粉的积累,对 SSS 的活性影响不大。因此,水分胁迫下小麦营养器官中淀粉的分解期延长,分解速率下降,小麦营养器官中 NSC 的提前降解可能是小麦抵御水分胁迫的一种适应性反应。而生育后期碳代谢酶(SSS、GBSS)活性降低,不利于营养器官中 NSC 的转化再分配,影响籽粒灌浆。因此,通过其他栽培措施或者调控手段来提高小麦生育后期籽粒碳代谢酶的活性,促进淀粉的积累,进而提高产量,将是下一步的研究重点^[30]。

参考文献

- [1] Du J-X (杜建雄), Hou X-Y (侯向阳), Liu J-R (刘金荣). A study on physiological response to drought and re-watering treatments in Kentucky bluegrass. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2010, **19**(2): 31-38 (in Chinese)
- [2] Wang S-Q (王士强), Hu Y-G (胡银岗), She K-J (余奎军), et al. Gray relational grade analysis of agronomical and physi-biochemical traits related to drought tolerance in wheat. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(11): 2452-2459 (in Chinese)
- [3] Pan Q-M (潘庆民), Han X-G (韩兴国), Bai Y-F (白永飞), et al. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2002, **19**(1): 30-38 (in Chinese)
- [4] Li MH, Xiao WF, Wang SG, et al. Mobile carbohydrates in Himalayan tree line trees. I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree*

- Physiology*, 2008, **28**: 1287-1296
- [5] Li MH, Hoch G, Korner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss tree-line. *Trees*, 2002, **16**: 331-337
- [6] Lv J-Y (吕金印), Shan L (山 仑), Gao J-F (高俊凤). Effects of distribution of pre-anthesis carbon assimilates of wheat under soil dry-wet alternation. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2004, **24**(9): 1565-1569 (in Chinese)
- [7] Sui F-G (隋方功), Ge T-D (葛体达), Liu P-Q (刘鹏起). Studies on accumulation, translocation and redistribution of carbon in summer maize under drought. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2006, **14**(3): 234-237 (in Chinese)
- [8] Li MH, Xiao WF, Shi P, *et al.* Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan tree-lines compared with lower elevations. *Plant, Cell & Environment*, 2008, **31**: 1377-1387
- [9] Wang W-J (王文静), Gao G-L (高桂立), Luo Y (罗毅), *et al.* Dynamic changes of starch accumulation and enzymes relating to starch synthesis in the grain of three winter wheat cultivars with different quality types. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2005, **31**(10): 1305-1309 (in Chinese)
- [10] Jiang D (姜 东), Yu Z-W (于振文), Li Y-G (李永庚), *et al.* Effects of different nitrogen application levels on changes of sucrose content in leaf, culm, grain and photosynthate distribution and grain starch accumulation of winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2002, **35**(2): 157-162 (in Chinese)
- [11] Zhang Z-L (张志良), Qu W-J (瞿伟菁). Guide of Plant Physiology Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2003 (in Chinese)
- [12] Osaki M, Shinano T, Tadano T. Redistribution of carbon and nitrogen compounds from the shoot to the harvesting organs during maturation in field crops. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, **37**: 117-128
- [13] Wardlaw IF, 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. *Functional Plant Biology*, 1994, **21**: 255-271
- [14] Nakamura Y, Yuki K, Park SY, *et al.* Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant and Cell Physiology*, 1989, **30**: 833-839
- [15] Gao Y-Z (高英志), Wang Y-H (王艳华), Wang J-T (王静婷), *et al.* Research advances in the responses of carbohydrates in grassland plants to environmental stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(11): 2827-2831 (in Chinese)
- [16] Chen P (陈 平), Meng P (孟 平), Zhang J-S (张劲松), *et al.* Effects of drought stress on growth and water use efficiency of two medicinal plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(5): 1300-1306 (in Chinese)
- [17] Fan TL, Balta M, Rudd J, *et al.* Canopy temperature depression as a potential selection criterion for drought resistance in wheat. *Agricultural Sciences in China*, 2005, **4**: 793-800
- [18] Li L (李 丽), Yang D-L (杨德龙), Li M-F (栗孟飞), *et al.* Effects of source-sink regulation on water soluble carbohydrates of vegetative organs and thousand-grain mass of wheat under different water conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(7): 1879-1888 (in Chinese)
- [19] Borrás L, Slafer GA, Otegui ME. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 2004, **86**: 131-146
- [20] Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, **21**: 423-447
- [21] Würth MKR, Pelaez-Riedl S, Wright SJ, *et al.* Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, **143**: 11-24
- [22] Myers JA, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 2007, **95**: 383-395
- [23] 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. *Photosynthetica*, 2004, **42**: 99-104
- [24] Wei F-T (魏凤桐), Tao H-B (陶洪斌), Wang P (王璞). Relationship of non-structure carbohydrate production and yield components of aerobic rice, Handao 297. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2010, **36**(12): 2135-2142 (in Chinese)
- [25] Yang G-F (杨高峰), He X (贺 晓), Yi J (易津). Allocation of carbohydrate during seed development of *Ceratoides arborescens*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2013, **22**(4): 327-333 (in Chinese)
- [26] Dong L (董 蕾), Li J Y (李吉跃). Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(18): 5477-5483 (in Chinese)
- [27] Dai Z-M (戴忠民), Wang Z-L (王振林), Gao F-J (高凤菊), *et al.* Characterization of starch accumulation and activities of enzymes involved in starch synthesis in grains of wheat cultivars differing in spike types field-grown in irrigation and rainfed condition. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2007, **33**(4): 682-685 (in Chinese)
- [28] Liang J, Zhang J, Cao X. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of indica-japonica rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiologia Plantarum*, 2001, **112**: 470-477
- [29] Xie Z, Jiang D, Cao W, *et al.* Effects of post-anthesis soil water status on the activities of key regulatory enzymes of starch and protein accumulation in wheat grains. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, **29**: 309-316
- [30] Jiang D (姜 东), Tao Q-N (陶勤南), Cao W-X (曹卫星). Effects of waterlogging on accumulation and redistribution of water soluble carbohydrate metabolism in culm of wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2002, **28**(2): 230-234 (in Chinese)

作者简介 苏李维,男,1988年生,硕士研究生.主要从事植物生理学与细胞工程研究. E-mail: 1052220913@qq.com

责任编辑 张凤丽