温度对小麦碳氮代谢、产量及品质影响

李永庚 蒋高明 杨景成

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室 北京 100093)

摘要 环境温度的变化影响植物的碳氮代谢过程,从而改变植物的生长发育。综述了小麦光合产物形成、叶片蔗糖合成、茎鞘中非结构碳水化合物合成与降解、籽粒淀粉合成的一般规律及其在不同温度条件下所发生的变化,指出了小麦灌浆期温度超过 30 °C 后粒重和产量将会降低。小麦品质主要由胚乳中面筋蛋白的特性决定,从小麦籽粒蛋白质形成、含量、组分等方面分析了其与灌浆期温度的关系,根据面筋蛋白特性的变化,认为高温胁迫对小麦烘烤品质会产生不利影响。同时全球气候变暖可能加重小麦灌浆期的高温危害,提出了今后相关研究中将要出现的 3 个热点问题:1) CO₂ 浓度升高和温度升高协同作用对小麦产量和品质的影响;2) 小麦耐热性的生理机制及其栽培调控措施;3) 筛选小麦耐热基因及选育耐热新品种。

关键词 温度 非结构碳水化合物 小麦 产量与品质

EFFECTS OF TEMPERATURE ON CARBON AND NITROGEN METABOLISM, YIELD AND QUALITY OF WHEAT

LI Yong-Geng JIANG Gao-Ming and YANG Jing-Cheng

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract Environmental temperature influences the carbon and nitrogen metabolism process and changes the growth rhythms of plants. Advances in photosynthetic rate, sucrose synthesis in leaves, nonstructural carbohydrates metabolism in sheath and stems, and starch synthesis rate in kernels of wheat and their responses to temperature were reviewed. It was concluded that kernel weight and yield would decrease when the temperature is above 30 °C. Wheat quality is determined by the characteristics of gluten protein. We summarized some advances in protein formation, contents and components of wheat kernel and their relationships with temperature. According to the changes in gluten protein under different temperatures, the bake quality of wheat would become worse under heat stress. Global warming would enlarge the heat stress during the filling stage of wheat, and three suggestions were made for further research in this field: 1) studies on the co-influence of CO₂ concentration and temperature evaluation on wheat yield and quality; 2) studies on the physiological mechanism of heat tolerance and planting regulation; 3) Identify the heat tolerant gene and breed heat tolerant cultivars.

Key words Temperature, Nonstructural carbohydrates, Wheat, Yield and quality

高温环境对小麦粒重和品质具有不利的影响 (Jenner, 1991; Wrigley *et al.*, 1994; Blumenthal *et al.*, 1993)。高温胁迫对我国小麦的危害主要表现为干热风,其影响后果为灌浆期缩短、粒重降低。由于全球气候变暖 (IPCC, 1992), 小麦受到干热风的危害将明显加重,产量和品质将受到不利的影响。目前,温度升高与 CO₂ 浓度升高协同作用对小麦影响的研究多集中在光合特性的变化方面,而对于小麦碳氮代谢以及品质影响的研究甚少。然而,我国小麦品质与美国、加拿大、澳大利亚等国还有较大差距。加入世界贸易组织 (WTO) 以后,国际上优质低价的小麦将对我国小麦市场产生一定的冲击。因此,深入研

究碳氮代谢对高温胁迫的响应,揭示温度对我国小麦产量和品质影响的生理原因,探讨相应的对策,对于稳定我国小麦产量以及提高品质具有重要的科学意义和实践价值。本文就此问题做一综述,以期对我国正在进行和将要进行的有关研究有所裨益。

1 温度与小麦碳代谢及产量

1.1 光合作用

国内有关小麦光合特性及其与环境条件关系的研究,已有较多报道。傅春霞等 (1990) 发现,北方 (陕西、山东) 地区小麦比南方 (四川) 小麦的光饱和点高,适宜温度范围广,北方小麦品种较南方小麦

耐高温。刘允芬等(1999)发现,西藏高原小麦旗叶光合速率日变化曲线为平坦或单峰型,没有明显“午睡”现象,这可能与西藏地区的温度较低有关系。张荣铨等(1995)研究不同小麦品种的光合作用对光、温、 CO_2 及水分胁迫的反应时发现,野生一粒小麦及节节麦的光饱和点显著高于普通小麦‘中国春’,但‘中国春’的高温适应能力较强。许为钢等(1999)发现,耐热性在小麦品种间存在着较大的遗传差异,耐热性的强弱与叶片叶绿素含量、丙二醛含量、冠层温度显著相关,它直接影响到开花后同化物积累量,叶片细胞膜热稳定性和冠层温度可以作为小麦抗性育种的选择指标。徐晓玲等(2001)发现,在热胁迫过程中,相对耐热品种绿色器官的各光合参数下降速率均显著低于不耐热品种。

张嵩午(1999)利用红外技术对不同品种小麦群体冠层温度进行观测发现,小麦具有温型现象,可以分为冷型、中间型和暖型3种温型。不同温型的小麦在外部和内部性状上各有一些鲜明特点,冷型小麦的叶片功能期较长,其叶绿素含量、光合速率和蒸腾速率一般较暖型小麦高。周春菊等(1998)通过多年田间试验,系统研究了不同温型小麦叶片气体交换的生理学特性,也发现冷型小麦具有优良的光合特性。但冷型小麦的耐热性是否较暖型小麦强,目前尚无定论。

张荣铨等(1994)发现,夜间低温能明显延长叶片叶绿素含量缓降期和光合速率高值持续期,从而增加叶片的叶源量,提高产量。吴妹等(1998)发现,在有 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 昼夜温差处理条件下生长的小麦,叶面积较大、叶片寿命较长、呼吸作用较低。陈国祥等(1999)发现,光温逆境($2\,500\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$)条件下;扬麦158的PSⅠ颗粒还原能力明显下降;PSⅠ颗粒多肽组分中,受体端LCHI及作用中心的部分小分子多肽对光温逆境反应较为敏感,降解明显。江华等(2000)认为,离体叶片净光合速率(P_n)对温度的响应有两种方式:温度低于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,光合性能较好;当温度超过 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,光合性能降低。

黄占斌等(1999)通过对供水和干旱条件下春小麦和夏玉米生理生态适应的研究表明:作物水分利用率、光合速率日变化受干旱缺水影响明显,干湿处理间差别最明显时段为下午(12:00~16:00),缺水时作物 P_n 在午前段以气孔限制为主,午后段则以非气孔限制为主,缺水对 WUE 日变化影响与叶水势、大气相对湿度和叶温关系密切。

1.2 蔗糖代谢

小麦叶片光合产物主要以蔗糖的形式存在并向外输出(夏叔芳等,1989)。自Leloir和Cardin(1955)在小麦胚中发现磷酸蔗糖合成酶(EC 2.4.1.14, SPS)以来,植物体蔗糖代谢的研究有了很大进展。控制叶片中蔗糖合成的酶主要是磷酸蔗糖合成酶(SPS)。Champigny(1995)认为,植物细胞中蔗糖合成与降解的调节依赖磷酸蔗糖合成酶(SPS)、蔗糖-6-磷酸酯酶(EC 3.1.3.00, Suc-6-Pase)、蔗糖合成酶(EC 2.4.2.23, SS)及蔗糖酶(EC 3.2.1.26)的协同作用。李永庚等(2001)对高产小麦的研究发现,小麦灌浆期旗叶中蔗糖含量与SPS活性的变化趋势是一致的。

最初人们发现在某些植物上,SPS活性在照光条件下较黑暗条件下高(Pollock & Housley, 1985; Huber *et al.*, 1989)。Huber和Huber(1996)和Echeverria等(1997)研究发现,照光条件下,失活SPS的酶蛋白脱磷酸化而被激活;黑暗条件下,处于活化态SPS的酶蛋白磷酸化而失活。蔗糖合成酶(SS)存在于细胞质中,分解蔗糖生成腺苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖,用来合成淀粉等碳水化合物(Keeling *et al.*, 1988)。Macleod和Duffus(1988)发现,当温度超过 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,SS的活性显著下降。Jenner(1991)发现,高温条件下籽粒中蔗糖的浓度升高,果糖的浓度降低,表明蔗糖的分解受阻。

1.3 果聚糖代谢

果聚糖是小麦茎鞘贮藏性非结构碳水化合物(Non-structural carbohydrates, NSC)的主要成分(Archbold, 1940)。茎中NSC含量最高时,果聚糖可占NSC的85%(Thome & Kubhauch, 1985),含量可达茎干重的40%。姜东等(2002)发现,果聚糖代谢对高产小麦具有重要意义。

温度是影响NSC积累的一个重要因素。Archbold(1940)发现蔗糖:蔗糖果糖基转移酶(Sucrose: Sucrose fructosyl transferase, EC 2.4.1.99, SST)在凉爽、光照的环境中催化蔗糖与果糖反应生成蔗果三糖。在籽粒灌浆初期,NSC含量在 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时最高, $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时最低。在开花后10 d,温度由 $21\text{ }^{\circ}\text{C}/16\text{ }^{\circ}\text{C}$ (昼/夜)降至 $15\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,促进小麦茎中干物质积累;相反,温度升至 $27\text{ }^{\circ}\text{C}/22\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,促进穗中干物质积累,而茎中干物质积累减少(Wardlaw, 1970)。整株小麦干物质积累速率受温度改变的影响较小(Wardlaw, 1965)。温度对NSC积累的影响可能是籽粒对同化物需求改变的结果(Spiertz, 1974)。

1.4 淀粉代谢

淀粉占小麦胚乳重量的四分之三,是小麦主要的能量贮存物质。小麦淀粉是由直链淀粉和支链淀粉两种多聚糖组成。近年来研究发现,小麦淀粉成分及其粒度分布对面条和馒头的品质影响极大(McCormick & Panozzo, 1991)。直链淀粉含量低的面粉适合制作优质面条(Bhattacharya & Corke, 1996; Zeng *et al.*, 1997)。

小麦籽粒的直、支链淀粉化学组成是由其遗传特性及生长环境之间的相互作用决定的,并通过一系列的生理、生化过程来控制。小麦淀粉的研究已成为近年来国内外农业和粮油食品研究者的重要课题。

淀粉的粒度分布在很大程度上受基因的控制,环境因素也会引起粒度的变化。Raeker 等(1998)研究发现,直径 $9.9 \sim 18.5 \mu\text{m}$ 、 $18.5 \sim 42.8 \mu\text{m}$ 的淀粉粒的比例在品种间存在显著的差异,环境因素对许多品种淀粉粒的大小分布有显著的影响;小颗粒淀粉含量高的品种也含有较多的溶血磷脂(LPL),LPL 可能影响小颗粒淀粉的生物合成。

目前关于淀粉代谢的研究主要集中在两个方面(潘庆民等, 2002):一方面是淀粉的合成途径。在植物体内淀粉的合成部位主要是造粉体,但亦可在叶绿体中进行。造粉体和叶绿体虽然同是质体,但存在于不同的器官中。前者是在贮藏器官(如块根、块茎、籽粒)中,后者是在光合器官(如叶片)中。叶绿体和造粉体的淀粉合成途径基本一致,其不同之处在于叶绿体中合成淀粉所需要的 6-磷酸果糖(F-6-P)、6-磷酸葡萄糖(F-6-G)、1-磷酸葡萄糖(G-1-P)来源于光合作用暗反应合成的磷酸丙糖(TP)的进一步转化,而造粉体中的磷酸己糖来源于蔗糖的降解。Keeling 等(1988)利用核磁共振波谱仪对小麦籽粒造粉体内淀粉合成进行了详细研究,发现蔗糖合成酶(SS)主要催化蔗糖的分解,尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDPG-PPase)主要催化生成 G-1-P,而腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADPG-PPase)主要催化腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)的生成。淀粉合成酶催化一分子葡萄糖连接到“淀粉引物”(Glc_n)上。淀粉合成酶分可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉粒结合态淀粉合成酶(GBSS)。前者主要催化合成支链淀粉,后者则主要催化直链淀粉合成(Clarke *et al.*, 1999),而且 GBSS 需要在淀粉粒形成一定的晶体结构以后才能起催化作用(Schaffer & Petreikov, 1997)。

淀粉代谢研究的另一个热点是淀粉合成的关键酶(Smith *et al.*, 1995)。根据目前的研究结果,

ADPG-PPase、SSS、GBSS 等是控制淀粉合成的关键酶(Schaffer & Petreikov, 1997)。可溶性淀粉合成酶(SSS)在控制小麦籽粒淀粉合成方面可能比 ADPG-PPase 重要,因为 SSS 的活性对温度极为敏感,存在“Knockdown”现象(Keeling *et al.*, 1993),即温度超过 25 °C 时 SSS 活性显著降低,不利于支链淀粉的生物合成。而与淀粉合成有关的其它酶均无“Knockdown”现象(Jenner *et al.*, 1993)。梁建生等(1994)认为,SS、ADPG-PPase 和 SSS 与水稻籽粒中淀粉合成关系密切,李永庚等(2001)发现,SS、AGPG-PPase、SSS、GBSS 可能是影响小麦籽粒淀粉积累的关键酶。

Jenne(1991)曾研究了小麦在高温下磷酸己糖(G-6-P、G-1-P、F-6-P)和 ADPG 含量变化及高温处理恢复至常温后上述糖的变化,认为高温下耐热品种的 ADPG 含量下降快,说明 ADPG-PPase 的活性受到高温环境的影响。温度超过 30 °C,SSS 活性下降;37 °C 处理 1 h 后,SSS 和 GBSS 的活性均下降;但温度恢复到 21 °C 1 ~ 2 h 以后,两种酶的活性又恢复正常。

2 温度与氮代谢

2.1 氮素同化

小麦从土壤中吸收的无机氮的形态主要为 NO_3^- 和 NH_4^+ 。 NO_3^- 在植物根表皮细胞原生质膜载体的协助下进入根表皮细胞,通过木质部运输到叶片细胞。 NO_3^- 在叶片硝酸还原酶(NR)的作用下形成 NO_2^- ,硝酸还原酶活性是测定植物氮素代谢常用的生理指标(李截然等, 1993;刘晓冰等, 1996)。 NO_2^- 极易被亚硝酸盐还原酶(NiR)还原成 NH_4^+ 。 NH_4^+ 在谷氨酸脱氢酶(GDH)的催化下与 α -酮戊二酸反应,生成谷氨酸,完成从无机态氮向有机态氮的转化。吴兆明等(1997)发现,稀土对黄瓜幼苗 GDH 活性有显著的影响。谷氨酸在其它转氨酶的催化下形成各种氨基酸,进而形成蛋白质。廖建雄等(2000)发现,高温胁迫引起小麦叶片氮素含量降低。

2.2 籽粒蛋白质含量

小麦籽粒中蛋白质占粒重的 14% 左右,是品质的重要决定因素。其氮素来源包括两部分:一是开花后直接吸收的氮素,二是开花前植株贮藏氮素的再运转(王志敏, 1996)。小麦叶片同化能力与叶片含氮量的变化密切相关,开花后叶片含氮量呈逐步下降趋势,其下降速度受两方面因素的影响。一是籽粒氮输入与叶片氮输出间的平衡关系(氮的源库关系),二是开花后小麦对氮素的吸收利用能力。二

者即受品种遗传特性控制,又在一定范围内受氮肥运筹所调控(米国华等,1997)。对于多数品种来说,开花前营养体氮的调运是籽粒氮素的主要来源,籽粒中的氮约有60%来自开花前茎、叶贮藏氮素的调运(梅楠,1988)。

1972年国际冬小麦品种比较圃中,7个品种的平均蛋白质含量在美国、匈牙利和英国分别为17.8%、15.8%和12.5%,最高和最低相差5.3个百分点。其中‘无芒1号’分别为16.5%、14.3%和12.3%;Atlas66’分别为20.6%、19.4%和13.5%。地区间气候条件差异越大,蛋白质含量的差异也越大,不同品种的反应不同。秦武发等(1989)对9个地点的11个品种的品质分析发现,蛋白质含量在地点间和品种间的差异均达显著水平,且前者大于后者。

Blumenthal等(1991),Randall和Moss(1990)发现,当温度升到32℃以上时,有些品种的籽粒蛋白质含量降低,也有些品种的蛋白质含量升高,这可能与粒重降低的幅度有关。Wrigley等(1994)发现,灌浆前期高温胁迫导致蛋白质含量显著降低。

2.3 蛋白质组分

存在于小麦胚乳中的醇溶蛋白和麦谷蛋白又称贮藏蛋白或面筋蛋白,是小麦所特有的蛋白质种类。一般认为醇溶蛋白决定面团的延展性,麦谷蛋白决定面团的弹性。醇溶蛋白与麦谷蛋白一起形成面筋,共同决定面筋的强弱。麦谷蛋白由高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS,分子量约70~140 kD)和低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS,分子量12~50 kD)组成。HMW-GS和LMW-GS交联形成麦谷蛋白聚合体(GMP),GMP的含量对面筋和面团的粘-弹性极为重要,对品质有显著影响。

环境条件和栽培措施影响GMP的组成和大小分布,其中温度是一个主要的影响因子。Blumenthal等(1991)认为,在高温条件下醇溶蛋白的合成速度比麦谷蛋白快,醇溶蛋白占蛋白质的比例升高,使麦谷蛋白/醇溶蛋白的比值降低;但Stone和Nicolas(1994)发现,在75个小麦品种中只有5个品种的醇溶蛋白比例在高温条件下升高。

2.4 加工品质

Graybosch等(1995)指出,不同环境条件下小麦的蛋白质组分和SDS-沉降值存在较大差异,这主要是由温度差异造成的。Blumenthal等(1991;1993)发现,在灌浆期,短时间高温(1 h, 35℃)就可导致面包体积减小、面团强度变弱,且使面团形成时间缩

短,这与高温胁迫的时间明显相关,不同小麦品种间受到的高温危害有很大差异。Randall和Moss(1990)指出,当温度在30℃以下时,面团强度随温度的升高而增强,但超过这个临界温度时,仅3 d的时间就导致面团强度下降。Stone和Nicolas(1994)通过对75个小麦品种研究发现,小麦开花后短时间的高温胁迫(日最高40℃,3 d)就可以使小麦品质变劣,面条膨胀势变小。Corbellini等(1997)报道,短时间高温胁迫使面团强度增强,但长时间的高温使面团强度减弱。Uhlen等(1998)研究发现,高温条件下(35℃/20℃)小麦出粉率、和面时间和耐揉性均降低,高温处理时间越长,下降幅度越大。Blumenthal等(1993)报道,高温胁迫(35℃,3 d)可使大多数品种的干粒重和蛋白质含量降低、面团强度变弱,但具有5+10亚基的品种有较好的耐高温特性。Wrigley等(1994)发现,不同灌浆阶段(前期、中期、后期)高温胁迫(36℃,3 d)对最大抗延阻力均有影响,但中、后期高温胁迫的影响不显著,前期高温胁迫使蛋白质含量显著降低,中后期胁迫对蛋白质含量的影响较小。Stone和Nicolas(1994)指出,前期高温对产量性状影响大,后期高温对品质性状影响大。小麦籽粒灌浆期遇到高温胁迫后,麦谷蛋白/醇溶蛋白比例可能增加,GMP的组成与比例可能发生对品质不利的变化,加工品质一般表现为变劣。研究高温对小麦籽粒蛋白质的影响机理,探索小麦品质对高温胁迫的响应,将是我国优质小麦栽培与育种的一个重要研究课题。

碳氮代谢是植物最基本的代谢,二者密不可分。Randall和Moss(1990)和Jenner(1991)发现,开花后高温会使胚乳中淀粉积累速度加快,但过早停止,不足以弥补积累时间缩短的损失,造成粒重降低,而蛋白质积累受温度影响较小,因此蛋白质含量升高。把碳素代谢与氮素代谢结合起来研究,有助于从机理上探讨温度对小麦产量与品质的影响。

在我国小麦高温胁迫的主要形式是干热风,全球气候变暖(IPCC,1992)后小麦的高温危害将加剧。Blumenthal等(1990)分析了全球气候变暖对小麦的影响。林伟宏等(1995)研究CO₂与温度对水稻协同作用时发现,CO₂浓度升高可提高水稻最高生理耐受温度,但CO₂与温度协同作用对小麦碳氮代谢影响的实验结果报道较少。

3 展 望

研究小麦光合产物形成、碳水化合物代谢与温

度的关系,不仅有利于深入理解高温条件下灌浆时间缩短、粒重降低的生理机制,而且为探讨高温条件下淀粉品质的变化提供理论基础,同时阐明高温条件下蛋白质形成、蛋白质含量和组成的变化及其生理机制。开展高温对小麦蛋白质组分影响的研究,有助于深入了解小麦的耐热特性,有利于保证高温条件下小麦的加工品质,这将是我国优质小麦栽培与育种的一个重要研究课题。温度及其与湿度、CO₂ 浓度协同作用对小麦碳氮代谢的影响及其可能的调控途径,也是一项值得深入研究的工作。

综上所述,小麦与温度关系方面的研究有必要在以下 3 个方面得到加强:1)CO₂ 浓度升高和温度升高协同作用对小麦产量和品质的影响规律;2)从碳氮代谢方面研究小麦耐热性的生理机制,制定合理的优质专用小麦的种植区划及其适宜的栽培技术体系;3)进行小麦耐热基因的筛选,培育出耐热性较强的新品种。

参 考 文 献

- Archbold, H. K. 1940. Fructosans in the monocotyledons: a review. *New Phytologist*, **39**: 185 ~ 219.
- Bhattacharya, M. S. & H. Corke. 1996. Selection of desirable starch pasting properties in wheat for use in white salted or yellow alkaline noodles. *Cereal Chemistry*, **73**: 721 ~ 728.
- Blumenthal, C. S., E. W. R. Barlow & C. W. Wrigley. 1990. Global warming and wheat. *Nature*, **347**: 235.
- Blumenthal, C. S., E. W. R. Barlow & C. W. Wrigley. 1993. Growth environment and wheat quality: the effects of heat stress on dough properties and gluten proteins. *Journal of Cereal Science*, **18**: 2 ~ 21.
- Blumenthal, C. S., F. Bekes, I. L. Batey, C. W. Wringely, H. J. Moss, D. J. Mares & E. W. R. Barlow. 1991. Interpretation of grain quality results from wheat variety trials with reference to higher temperature stress. *Australian Journal of Agricultural Research*, **42**: 325 ~ 334.
- Champigny, M. L. 1995. Integration of photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in high plant. *Photosynthesis Research*, **46**: 117 ~ 127.
- Chen, G. X. (陈国祥), Z. G. Shao (邵志广), J. H. Min (闵建华), B. He (何兵) & J. C. Wei (魏锦城). 1999. Effects of light-temperature stress on characteristics of photosystem I particles in Yangmai 158 (*T. aestivum* L.) flag leaves. *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science Edition)* (南京师范大学学报·自然科学版), **22**(3): 69 ~ 72. (in Chinese with English abstract)
- Clarke, B. R., K. Denyer, C. F. Jenner, A. M. Smith. 1999. The relationship between the rate of starch synthesis, the adenosine 5'-diphosphoglucose concentration and the amylose content of starch in developing pea embryos. *Planta*, **209**: 324 ~ 329.
- Corbellini, M., M. G. Canevar, L. Mazza, M. Ciaffa, D. Lafiandra & B. Borghi. 1997. Effect of the duration and intensity of heat shock during grain filling on dry matter and protein accumulation, technological quality and protein composition in bread and durum wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**: 245 ~ 250.
- Echeverria, E., M. E. Salvucci & P. Gonzalez. 1997. Physical and kinetic evidence for an association between sucrose-phosphate synthase and sucrose-phosphate phosphatase. *Plant Physiology*, **115**: 223 ~ 227.
- Fu, C. X. (傅春霞) & Y. Q. Nie (聂毓琦). 1990. Different responses of photosynthetic rate of wheat varieties from South and North China to environmental conditions. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **16**: 329 ~ 334. (in Chinese with English abstract)
- Graybosch, R. A., C. J. Peterson, P. S. Baenziger & D. R. Shelton. 1995. Environmental modification of hard red winter wheat flour protein composition. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 45 ~ 51.
- Huang, Z. B. (黄占斌) & L. Shan (山仑). 1999. A study on WUE and Pn diurnal change features and its mechanism in crops under different water conditions. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), **14**(1): 47 ~ 52. (in Chinese with English abstract)
- Huber, S. C. & L. A. Huber. 1996. Role and regulation of sucrose-phosphate synthesis in higher plant. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology*, **47**: 431 ~ 444.
- Huber, S. C., T. H. Nielson, J. L. A. Huber & D. M. Phar. 1989. Variation among species in light activation of sucrose phosphosynthase. *Plant Cell Physiology*, **30**: 277 ~ 285.
- IPCC. 1992. Climate change: the supplementary report to the IPCC scientific assessment. Cambridge: Cambridge University Press. 135 ~ 170.
- Jenner, C. F. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, **18**: 211 ~ 226.
- Jenner, C. F., K. Siwek & J. S. Hawker. 1993. The synthesis of ¹⁴C starch from ¹⁴C sucrose in isolated wheat grains is dependent upon the activity of soluble starch synthase. *Australian Journal of Plant Physiology*, **20**: 329 ~ 335.
- Jiang, D. (姜东), Z. W. Yu (于振文), Y. G. Li (李永庚) & S. L. Yu (余松烈). 2002. Metabolism of fructans in stem and modulation of the nitrogen levels of high-yielding wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **22**: 79 ~ 85. (in Chinese with English abstract)
- Jiang, H. (江华), S. B. Shi (师生波) & D. Q. Xu (许大全). 2000. Change in the pattern of photosynthetic response to temperature in wheat leaves in winter. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), **26**: 69 ~ 74. (in Chinese with English abstract)
- Keeling, P. L., J. R. Wood, R. H. Tyson & I. G. Bridge. 1988. Starch biosynthesis in developing wheat grain: evidence against the direct involvement of triose phosphates in the metabolic pathway. *Plant Physiology*, **87**: 311 ~ 319.
- Keeling, P. L., P. J. Bacon & D. C. Holt. 1993. Elevation temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta*, **191**: 341 ~ 348.
- Leloir, L. F. & C. E. Cardini. 1955. The biosynthesis of sucrose phosphate. *Journal of Biological Chemistry*, **214**: 157 ~ 165.
- Li, J. R. (李截然), W. X. Li (李文雄) & H. B. Zeng (曾寒冰). 1993. The study on the relationship between nitrate reductase in leaves and protein quality in seeds of spring wheat. *Heilongjiang Agricultural Science* (黑龙江农业科学), **1**: 5 ~ 8. (in Chinese)
- Li, Y. G. (李永庚), Z. W. Yu (于振文), D. Jiang (姜东) & S. L. Yu (余松烈). 2001. Studies on the dynamic changes of the synthesis of sucrose in the flag leaf and starch in the grain of high-yielding wheat, and those of the enzymes involved. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **27**: 658 ~ 665. (in Chinese with English abstract)
- Liao, J. X. (廖建雄) & G. X. Wang (王根轩). 2000. The effects of increasing CO₂, temperature and drought on the chemical composition of wheat leaves. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 744 ~ 747. (in Chinese with English abstract)
- Liang, J. S. (梁建生), X. Z. Cao (曹显祖), S. Xu (徐生), Q. S. Zhu (朱庆森) & P. Song (宋平). 1994. Studies on the rela-

- tionship between the grain sink strength and its starch accumulation in rice (*O. sativa*). *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **20**:687 ~ 691. (in Chinese with English abstract)
- Lin, W. H. (林伟宏). 1995. Global climate change and rice. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **12**(4):8 ~ 12. (in Chinese with English abstract)
- Liu, Y. F. (刘允芬), X. Z. Zhang (张宪洲), Y. G. Zhang (张谊光) & Y. H. Zhou (周允华). 1999. Flag leaf photosynthesis of winter wheat on a farmland of Tibet Plateau. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **23**:521 ~ 528. (in Chinese with English abstract)
- Liu, X. B. (刘晓冰) & W. X. Li (李文雄). 1996. Preliminary studies on the accumulation of grain starch and protein during grain filling in wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **22**:726 ~ 740. (in Chinese with English abstract)
- Macleod, L. C. & C. M. Duffus. 1988. Reduced starch content and sucrose synthase activity in developing endosperm of barley plant growth at elevated temperatures. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**:367 ~ 375.
- McCormick, K. M. & J. F. Panozzo. 1991. A swelling power test for selecting potential noodle quality wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, **42**:317 ~ 323.
- Mei, N. (梅楠). 1988. Nitrogen balance of wheat-soil system and nitrogen utilization of wheat and its dry matter accumulation. *Journal of Beijing Agricultural College* (北京农学院学报), (2):31 ~ 40. (in Chinese)
- Mi, G. H. (米国华), F. S. Zhang (张福锁) & Z. Y. Wang (王震宇). 1997. Studies on physiological basis of super-higher yield wheat: interaction between carbon and nitrogen metabolism during later filling stage and kernel weight formation. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), **2**(5):73 ~ 78. (in Chinese with English abstract)
- Pan, Q. M. (潘庆民), X. G. Han (韩兴国), Y. F. Bai (白永飞) & J. C. Yang (杨景成). 2002. Advances in physiology and ecology studies on stored carbohydrates in plants. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **19**:30 ~ 38. (in Chinese with English abstract)
- Pollock, C. J. & T. L. Housley. 1985. Light-induced increase in sucrose phosphate synthase activity in leaves of *Lolium temulentum*. *Annals of Botany*, **55**:593 ~ 596.
- Qin, W. F. (秦武发) & Z. Z. Li (李宗智). 1989. Effects of ecological factors on wheat quality. *Beijing Agricultural Science* (北京农业科学), (4):21 ~ 24. (in Chinese)
- Raeker, M. O., C. S. Gaines, P. L. Finney & T. Donelson. 1998. Granule size distribution and chemical composition of starch from 12 soft wheat cultivars. *Cereal Chemistry*, **75**:721 ~ 728.
- Randall, P. J. & H. J. Moss. 1990. Some effect of temperature regime during grain filling on wheat quality. *Australian Journal of Agricultural Research*, **41**:602 ~ 617.
- Schaffer, A. A. & M. Petreikov. 1997. Sucrose-to-starch metabolism tomato fruits undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiology*, **113**:739 ~ 746.
- Smith, A. M., K. Denyer & C. R. Martin. 1995. What controls the amount and structure of starch in store organ. *Plant Physiology*, **95**:673 ~ 680.
- Spieritz, J. H. J. 1974. Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plant as influenced by temperature, light energy and ear size. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, **22**:207 ~ 220.
- Stone, P. J. & M. E. Nicolas. 1994. Wheat cultivars vary widely in their response of grain yield and quality of short period of post anthesis heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**:887 ~ 900.
- Thome, U. & W. Kubhauch. 1985. Change in the carbohydrate pattern in the cell content of wheat stems during grain filling. *Zeitschrift fur Acker-und Pflanzenbau*, **155**:253 ~ 260.
- Uhlen, A. K., R. Hafskjold, A. H. Kalhovd, S. Sahlstrom, A. Longva & E. M. Magnus. 1998. Effect of cultivar and temperature during grain filling on wheat protein content, composition, and dough mixing properties. *Cereal Chemistry*, **75**:460 ~ 465.
- Wang, Z. M. (王志敏). 1996. Advances in physiology of protein store in kernels of wheat. *Foreign Agronomy: Wheat and Barley Crops* (国外农学——麦类作物), **4**:22 ~ 26. (in Chinese)
- Wardlaw, I. F. 1965. The velocity and pattern of assimilate translocation in wheat plants during grain development. *Australian Journal of Biological Sciences*, **18**:269 ~ 281.
- Wardlaw, I. F. 1970. The early stage of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. *Australian Journal of Biological Sciences*, **23**:269 ~ 281.
- Wrigley, C. W., C. S. Blumenthal, P. W. Gras & E. W. R. Barlow. 1994. Temperature variation during grain filling and changes in wheat-grain quality. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**:875 ~ 885.
- Wu, Z. M. (吴兆明), Q. Q. Wang (王全球), X. X. Gao (高小霞) & R. Xu (许荣). 1997. Effect of lanthanum and cerium on the activity of glutamic-pyruvic transaminase and glutamate dehydrogenase. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **14** (Supp.):64 ~ 67. (in Chinese with English abstract)
- Wu, S. (吴姝), S. Y. Zhang (张树源) & Y. G. Shen (沈允钢). 1998. The effect of day and night temperature difference on photosynthetic characteristics in wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **18**:103 ~ 109. (in Chinese with English abstract)
- Xia, S. F. (夏叔芳), J. Xu (徐健), L. Y. Su (苏丽英) & X. J. Yu (于新建). 1989. Sucrose synthase in rice leaves. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), **15**:239 ~ 243. (in Chinese with English abstract)
- Xu, X. L. (徐晓玲), Z. M. Wang (王志敏) & J. P. Zhang (张俊平). 2001. Effect of heat stress on photosynthetic characteristics of different green organs during grain filling stage. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **43**:571 ~ 577. (in Chinese with English abstract)
- Xu, W. G. (许为钢), L. Hu (胡琳) & J. Y. Gai (盖钧镒). 1999. A study on heat tolerance of wheat cultivars. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), **14**(2):20 ~ 24. (in Chinese with English abstract)
- Zeng, M., C. F. Morris, I. L. Batey & C. W. Wrigley. 1997. Sources of variation for starch gelatinization, pasting, and gelation properties in wheat. *Cereal Chemistry*, **74**:62 ~ 71.
- Zhang, R. X. (张荣铎) & Z. W. Fang (方志伟). 1994. Influence of different nighttime temperatures on the photosynthesis of the flag leaf and yield in wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **20**:710 ~ 715. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, R. X. (张荣铎), Y. Z. Zhang (张玉忠) & Y. G. Shen (沈允钢). 1995. Responses of photosynthesis to light, temperature, CO₂, and water stress in different wheat species. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **21**:161 ~ 164. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, S. W. (张嵩午). 1999. Cold typical wheat and its biological characteristics. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **25**:608 ~ 615. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, C. J. (周春菊), S. W. Zhang (张嵩午), L. Q. Wang (王林权) & C. F. Wang (王长发). 1998. Leaf gas exchange character of different temperature type wheat. *Acta Universitatis Agronomicae Boreali-Occidentalis* (西北农业大学学报), **26**(4):5 ~ 9. (in Chinese with English abstract)