

## 土壤水分对小麦籽粒淀粉合成和积累特性的影响

许振柱<sup>1,2</sup> 于振文<sup>1,\*</sup> 张永丽<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学农业部小麦栽培生理与遗传改良重点开放实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点研究实验室, 北京 100093)

**摘要** 以防雨池栽的方式研究了限量灌溉对冬小麦籽粒淀粉合成和积累的影响。结果表明, 冬小麦籽粒中可溶性淀粉合成酶 (SSS)、淀粉粒结合态合成酶 (GBSS) 和 Q 酶 (一种分支酶) 均是在灌浆中期 (花后 14 d) 活性最高。中度、严重干旱显著地降低了它们的活性。适宜的灌水处理 (处理 C 和处理 D) 使三种酶保持较高的活性, 这是形成较高产量的生理基础。三种酶的活性均是鲁麦 21 的较高。土壤水分亏缺严重 (处理 A) 显著降低籽粒中淀粉、支链淀粉和直链淀粉的积累, 灌麦黄水最终减少了它们的含量。适宜的灌水处理 (处理 C 和处理 D) 使它们的含量增加。鲁麦 21 的淀粉含量、支链淀粉含量高于济南 17, 而直链淀粉含量以后者的较高。土壤水分亏缺提高了籽粒中淀粉的支/直比例, 鲁麦 21 的支/直比例较大。其比值高有利于改善面条的品质。\*

**关键词** 冬小麦; 籽粒; 淀粉; 关键酶; 积累; 品质  
中图分类号: S512 文献标识码: A

## The Effects of Soil Moisture on Grain Starch Synthesis and Accumulation of Winter Wheat

XU Zhen-Zhu<sup>1,2</sup> YU Zhen-Wen<sup>1,\*</sup> ZHANG Yong-Li<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Key Laboratory Wheat Physiology and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018; <sup>2</sup> Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, CAS, Beijing 100093, China)

**Abstract** This study was carried out by culturing method in proof-rainfall-trough in middle area of Shandong province during 1999—2000. The activities of soluble starch synthase (SSS), granule-bound starch synthase (GBSS), and Q enzyme (a kind of branch enzyme) all reached the highest during filling middle stage 14 days after flowering, and decreased significantly under moderate and serious drought condition. The activities of three enzyme in Lumai 21 were higher than those in Jinan 17. Under terrible soil moisture deficit (treatment A), the accumulation of the total starch, amylopectin and amylose in the grains declined significantly. Irrigation at milk stage was not useful for the starch of accumulation. Generally, the content of starch and amylopectin in Lumai 21 was higher than that in Jinan 17, but the content of amylose was contrary higher. The deficit of soil moisture made amylopectin/amylose ratio rising, especially to Lumai 21, and the high ratio could improve noodle quality

**Key words** Winter wheat; Grains; Starch; Key enzymes; Accumulation; Quality

淀粉是小麦籽粒中的主要成分, 占粒重的 65% ~ 80%, 它在籽粒发育过程中积累的快慢和多少显著影响产量和品质。小麦胚乳的淀粉由直链淀粉和支链淀粉组成, 其成分的差异对面粉品质, 特别

是对面条、馒头等的品质影响较大<sup>[1~4]</sup>。研究表明, 蔗糖的供给并不限制籽粒中淀粉的积累<sup>[5]</sup>, 说明淀粉粒本身的积累机制在起主导作用。环境条件影响淀粉的积累速率及其组分的形成, 在高温下可溶性

\*基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970425); 中国科学院知识创新工程项目 (KSCX2-1-07); 国家重点基础研究发展规划项目 (973 项目) (G1999043407)。

作者简介: 许振柱 (1965 - ) 男, 山东宁阳人, 博士, 从事旱地生态方面的研究。 \* 通讯作者: 于振文。

Received (收稿日期): 2002-01-28; Accepted (接受日期): 2002-10-15.

淀粉合成酶的活性降低,从而降低粒重<sup>[6,7]</sup>,在水稻上的研究结果表明,高温下水稻籽粒Q酶活性降低,从而影响籽粒的灌浆和品质<sup>[8]</sup>。Jenner等指出,水分胁迫对于籽粒淀粉的影响有着相同的机制<sup>[9]</sup>。以往的资料在研究水分对库源关系影响方面多集中于光合物质的产生,而且主要侧重于干物质积累方面。本研究则通过对冬小麦籽粒淀粉合成关键酶活性在不同土壤水分条件下变化动态的描述,进一步揭示淀粉及其组分的变化机理,以期节水栽培和

育种提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料和设计

本研究于1999~2000年在山东农业大学实验农场进行。试验选用冬小麦(*Triticum aestivum* L.)两个品种:抗旱性较弱的济南17和抗旱性较强的鲁麦21。试验所用土壤养分状况如表1,播前池栽的土壤容重及水分常数见表2。

表1 试验用土壤养分含量

Table 1 Nutrient content in the soil used

地点 Site	土层 Soil layer (cm)	有机质 Organic matter (g/kg)	全氮 Total nitrogen (g/kg)	水解氮 Hydrolyzable nitrogen (mg/kg)	速效磷 Available phosphorous (mg/kg)	速效钾 Available potassium (mg/kg)
温室 Greenhouse	0~25	14.49 ±0.94	0.92 ±0.02	97.23 ±3.42	35.40 ±1.23	85.50 ±3.21
池子 Trough	0~25	13.12 ±0.47	0.80 ±0.05	77.29 ±3.21	34.23 ±1.08	75.92 ±2.60

表2 播前土壤容重及水分常数

Table 2 Volume weights and moisture in soil status before sowing

土层深度 Soil layer depth (cm)	容重 Volume weight (g/cm <sup>3</sup> )	田间持水量 Field moisture capacity (V%)	凋萎湿度 Wilting moisture (V%)	土壤含水量 Moisture content (V%)	有效水 Available water (mm)
0~20	1.48	31.14	7.20	24.60	34.80
20~40	1.49	32.96	7.51	25.73	36.44
40~60	1.53	35.86	8.24	26.85	37.22
Average	1.50	32.30	7.65	25.73	36.15

盆栽用聚乙烯盆(20 cm ×25 cm),每盆装干土8.18 ±0.23 kg,1999年10月12日播种,每盆留苗5株,随机排列,重复3次,12月10日搬入温室,用日光灯补充光照,室温控制为分蘖期10~15,拔节期至孕穗期为15~20,孕穗期至成熟期为20~30。用称重法控制,以土壤相对含水量每天下降3.0%的缓慢干旱方式,使开花期的土壤相对含水量分别达到所要求的水平,即对照(占土壤最大持水量的75%~80%)、轻度干旱(55%~60%)和中度干旱(40%~45%)及严重干旱(30%~35%),分别用Control、LD(light drought)、MD(moderate drought)和SD(severe drought)表示。

防雨池栽栽培池面积为2.5 m ×2.5 m,1.6 m深,砖墙,两侧抹水泥作防护层,不封底;设滑动式遮雨棚。常年地下水位在13.0 m以下。裂区排列,灌

水处理为主区,品种为副区,主副区内随机排列,重复3次。为水表控制灌水量,设5个灌水处理(表3)。每池种8行,平均行距为31.25 cm,基本苗为135.30株/m<sup>2</sup>。播前每公顷基施纯氮105 kg、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>172.5 kg、K<sub>2</sub>O108.0 kg,在拔节期每公顷追纯氮105 kg。其余管理措施同大田栽培。

### 1.2 测定项目与方法

#### 1.2.1 籽粒中可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉粒结合态合成酶(CBSS)活性的测定

酶液提取:取第4~5位小穗的1~2花位籽粒共5~10粒,称重后加10 mL pH 7.5的HEPES-NaOH缓冲液,冰浴研磨。取30 μL匀浆液,加1.8 mL缓冲液,1000 ×g冷冻离心1 min,沉淀用缓冲液悬浮后,用于CBSS活性的测定。其余匀浆液10000 ×g冷冻离心2 min后取上清液用于测SSS的活性。

表 3 防雨池栽试验处理灌水量

Table 3 Irrigating experimental treatments in precipitation proof trough(mm)

处理 Treatment	灌水时期 Irrigation stage						
	底水 Before sowing	冬水 Before winter	拔节 Jointing	孕穗 Booting	开花 Flowering	灌浆 Filling	麦黄 Yellowing
A	60	0	0	0	0	0	0
B	60	0	60	60	0	0	0
C	60	60	60	60	0	0	0
D	60	60	60	60	60	0	0
E	60	60	60	60	60	60	60

SSS 和 CBSS 活性测定:参照李永庚等(2001)<sup>[10]</sup>的方法略做修改:0.35 mL 反应介质(含 50 mmol/L pH 7.5 的 HEPES-NaOH 缓冲液、16 mmol/L ADPG、15 mmol/L DTT 和支链淀粉 1mg)于 30℃ 保温 5 min 后,加 50  $\mu$ L 酶液,反应 25 min,沸水浴终止反应。冷却后加入 0.35 mL ADP-ATP 反应介质(含 50 mmol/L pH 7.5 HEPES-NaOH 缓冲液、40 mmol/L PEP、200 mmol/L 盐酸、100 mmol/L MgCl<sub>2</sub> 和 2 IU 丙酮酸激酶),30℃ 反应 30 min,加入荧光素-荧光素酶试剂,用上海植物生理研究所生产的 FG300 型发光光度计测产生的 ATP 含量。

### 1.2.2 Q 酶活性的测定

参照李太贵等(1997)<sup>[8]</sup>的方法。用 0.05 mol/L 柠檬酸缓冲液(pH 7.0)冰溶下研磨匀浆,然后冷冻离心 20 min(10000  $\times$ g),上清液即为酶液。取 1 mL 酶液,加 1 mL 0.2 mol/L 的柠檬酸缓冲液(pH 7.0),0.1 mol/L EDTA,再加 1 mL 0.75% 的可溶性淀粉,37℃ 下加热 40 min,加碘试剂 0.2 mL 显色,在 660 nm 处测光密度值(OD)。以零时为对照,活性用 OD 值下降的百分数表示。

### 1.2.3 籽粒中支链和直链淀粉含量的测定

用何照范(1985)的双波长比色法<sup>[11]</sup>。称取粗粉样品 0.3 g,置 50 mL 容量瓶中,加 0.5 mol/L 的 KOH 10 mL,35℃ 下水浴振荡 15 min 后,用蒸馏水定溶混匀。另取 25 mL 容量瓶,放入 2.0 mL 样品液,加入 10 mL 蒸馏水,以 0.1 mol/L HCl 调 pH 值为 3.5,加入碘试剂 0.5 mL,混匀静止 20 min 测定吸光值,分别计算支链、直链淀粉,二者之和为总淀粉含量。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤水分对籽粒淀粉合成关键酶活性的影响

#### 2.1.1 对可溶性淀粉合成酶(SSS)活性的影响

图 1 表明,除轻度干旱(LD)外,SSS 活性均花后随

间的推移而降低,而轻度干旱随时间的推移而升高,至花后 14 d 时达高峰,此后下降。各处理间进行比较,以轻度干旱活性最高,但对对照相比差异不显著。中度(MD)、严重干旱(SD)均使 SSS 活性显著降低。两品种相比,鲁麦 21 的 SSS 活性大于济南 17 的,一般认为,小麦籽粒中可溶性淀粉合成酶(SSS)主要催化合成支链淀粉,而淀粉粒结合态淀粉合成酶(CBSS)则主要催化合成直链淀粉<sup>[12~15]</sup>。这是鲁麦 21 具有较多支链淀粉的生理原因。而且中度干旱情况下 SSS 活性下降幅度较小,严重干旱情况下亦保持比济南 17 较高的活性,表明鲁麦 21 在遭受干旱胁迫时表现出较强的适应性。

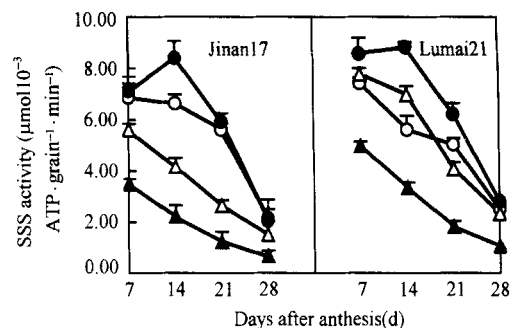


图 1 土壤干旱对小麦籽粒中 SSS 酶活性的影响(盆栽)

Fig. 1 Effect of soil drought on the SSS activity in winter wheat grains (Pot-cultured)

— —Control — —LD — —MD — —SD

注:误差棒代表平均值的标准误。

Note: The error bars represent standard errors of the means.

#### 2.1.2 对淀粉粒结合态淀粉合成酶(CBSS)活性的影响

由图 2 可以看出,花后 7 d 尚未检测到 CBSS 的活性。以花后 14 d 的活性最高,此后下降。花后 14d 以中度干旱的最高,其他依次是轻度干旱、对照(Control)和严重干旱;在花后 21 d 则是以轻度干旱的最高;直至花后 28 d 中度干旱和严重干旱的活性才受到了明显的抑制,表明了灌浆期间籽粒的

GBSS 活性受到干旱胁迫时从适应到受到伤害的过程。两品种相比,以鲁麦 21 的 GBSS 的活性较高,其平均活性是济南 17 的 1.30 倍。

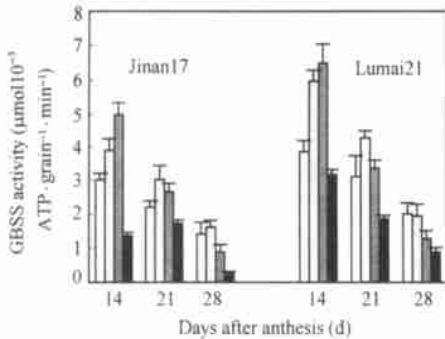


图2 土壤干旱对小麦籽粒中 GBSS 酶活性的影响(盆栽)  
Fig.2 Effect of soil drought on the GBSS activity in winter wheat grains (Pot-cultured)

注:误差棒代表平均值的标准误。  
Note: The error bars represent standard errors of the means.

2.1.3 对 Q 酶活性的影响

由图 3 的盆栽试验测定结果表明,小麦籽粒中以花后 14 d 的 Q 酶活性最高,此后直至 22 d 维持在一个较高的水平上,再后则显著降低,至花后 35 d 降低了 72.62%~84.72%。不同土壤水分处理间进行比较,以轻度干旱的最高,但与对照比差异不显著。中度、严重干旱显著地降低了各时期的 Q 酶活性。两品种相比,各时期各处理均是鲁麦 21 的高,从而使其形成较多的支链淀粉。图 4 表明了不同土壤水分条件下各处理的 Q 酶活性变化动态差异,处理 A、B、C 均是以花后 14 d 的活性最高,但处理 D、E 的则是花后 21 d 的活性最高,说明灌水有暂时促进 Q 酶水平提高的作用。处理 A、处理 B 在各时期的活性均低于处理 C 和处理 D 的。处理 E 则是在花后 28 d 和 35 d 时其活性下降,说明灌浆期间过多灌水对 Q 酶活性有先促进后抑制的作用。而适宜灌水(处理 C、处理 D)使 Q 酶保持较高的活性。

2.2 土壤水分对籽粒淀粉积累的影响

2.2.1 对总淀粉含量的影响

由图 5 可以看出,随着灌浆的进程,籽粒淀粉总含量逐渐升高,以花后 7~14 d 积累速率最快,此后减缓,至成熟期达最大值。两品种的处理 A 和处理 C、处理 D 相比显著降低,济南 17 的处理 B 在花后 14 d、鲁麦 21 在花后 28 d 也显著影响淀粉的积累。灌灌浆水后有促进淀粉积累的作用,但灌麦黄水后使淀粉含量下降。两品种相比,各时期均是鲁麦 21

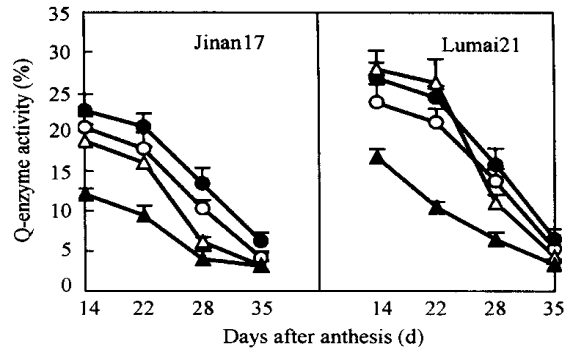


图3 土壤干旱对小麦籽粒中 Q 酶活性的影响(盆栽)  
Fig.3 Effect of soil drought on the Q-enzyme activity in winter wheat grains (Pot-cultured)  
— Control — LD — MD — SD  
注:误差棒代表平均值的标准误。  
Note: The error bars represent standard errors of the means.

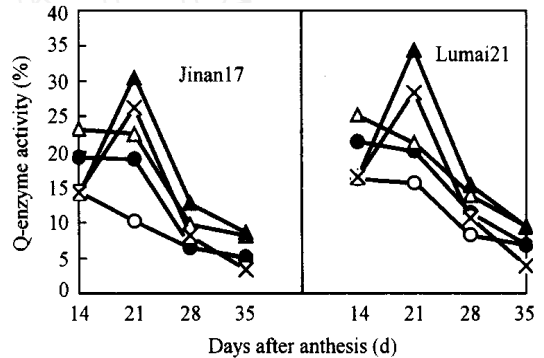


图4 不同土壤水分条件下籽粒 Q 酶活性动态变化(池栽)  
Fig.4 Dynamic changes of the Q-enzyme activity in winter wheat grains under different soil moisture conditions (Trough-cultured)  
— A — B — C — D — E  
注:平均标准误均在 10% 以下。  
Note: The standard errors of the means every data were below 10%.

高于济南 17 的。

2.2.2 对支链淀粉含量的影响

支链淀粉量的积累情况和总淀粉的情况相似(图 6)。土壤水分不足限制了其积累,但后期灌水亦不利于最终形成较高的支链淀粉含量。适宜的灌水(处理 D)提高了灌浆后期支链淀粉的含量。鲁麦 21 的支链淀粉高于济南 17 的。

2.2.3 对直链淀粉含量的影响

从图 7 可以看出,籽粒中直链淀粉的含量在花后 7 d 未测出。此后迅速积累,至成熟时达最大值。灌浆后期土壤水分不足,显著影响直链淀粉的积累,灌麦黄水亦影响直链淀粉的积累,但未达显著水平。处理 C、处理 D 的含量在灌浆后期一直保持较高的水平。济南 17 的直链淀粉含量大于鲁麦 21 的。

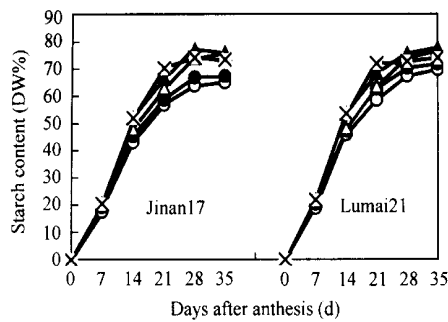


图5 不同土壤水分条件下淀粉含量的动态变化(池栽)

Fig. 5 Dynamic changes of the starch content in wheat grains under soil moisture conditions. (Trough-cultured)

— —A — —B — —C — —D — —E

注:平均标准误均在10%以下。

Note: The standard errors of the means every data were below 10%.

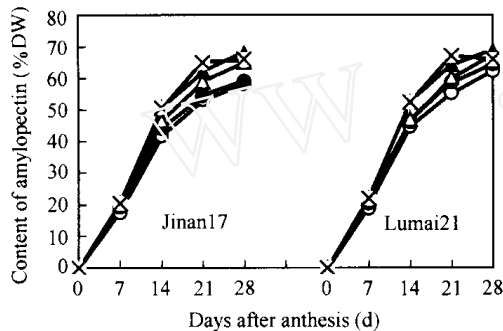


图6 不同土壤水分条件下支链淀粉的动态变化(池栽)

Fig. 6 Dynamic changes of the content of amylopectin in wheat grains under different soil moisture conditions (Trough-cultured)

— —A — —B — —C — —D — —E

注:平均标准误均在10%以下。

Note: The standard errors of the means every data were below 10%.

表4 不同土壤水分条件对籽粒淀粉支/直比例的影响(池栽)

Table 4 Effects of different soil moisture on amylopectin/amylose proportion of wheat grain (Trough-cultured)

品种 Cultivar	处理 Treatment				
	A	B	C	D	E
济南17 Jinan 17	8.44a	7.63b	7.49b	7.34bc	7.19c
鲁麦21 Lumai 21	10.56a	9.75b	9.23b	8.40c	8.34c

注:成熟期测定。根据 Duncan 多重比较分析,数字后面有相同字母的表示在 0.05 水平上不显著。

Note: Measured at maturity. Figures with same letter mean no different at the 0.05 level among treatments, by Duncan's Multiple Range Test.

#### 2.2.4 对支链淀粉与直链淀粉比率的影响

试验结果表明(表4),土壤水分亏缺显著提高籽粒中淀粉的支/直比例,说明土壤水分亏缺对支链

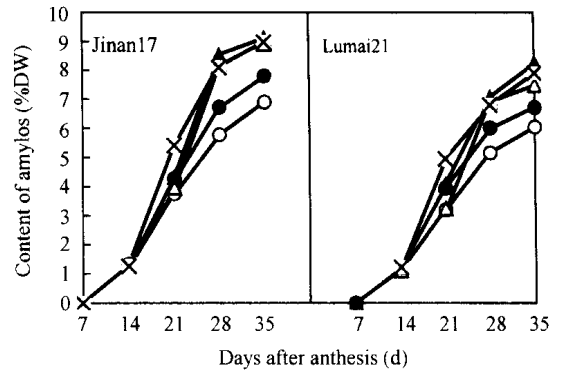


图7 不同土壤水分条件下直链淀粉的动态变化(池栽)

Fig. 7 Dynamic changes of the content of amylose in wheat grains under different soil moisture conditions (Trough-cultured)

— —A — —B — —C — —D — —E

注:平均标准误均在10%以下。

Note: The standard errors of the means every data were below 10%.

淀粉的积累影响较小。处理E的比值显著降低,表明灌浆后期灌水过多不利于提高面条的加工品质。两品种相比,防雨池栽条件下,鲁麦21的支/直比例有大于济南17的趋势。

### 3 讨论

中度、严重土壤干旱显著降低了灌浆中后期籽粒中SSS、Q酶和GBSS的活性,一般认为前两者主要是催化合成支链淀粉,而GBSS主要催化合成直链淀粉<sup>[12~15]</sup>。土壤水分严重亏缺显著影响支链淀粉、直链淀粉积累,并提高了淀粉的支/直比例,这主要是淀粉所占比例较大的支链淀粉受到影响较小的缘故。有研究者认为直链淀粉含量低,淀粉的支/直比值大对面条的加工品质有利<sup>[1,16]</sup>,对日本的白盐面条的品质有改善作用<sup>[12,17]</sup>。

在轻度干旱条件下,与土壤水分条件正常的对照相比,无论三种关键酶的活性,还是淀粉及其组分的积累都表现出无显著差异,这表明冬小麦灌浆期间在淀粉积累方面对于土壤干旱有适应的一面。这与土壤干旱对小麦光合性能、水分状况等方面的影响一致<sup>[18~20]</sup>。在中度干旱情况下,灌浆初期也表现了一定的适应性,但至后期则与严重干旱的无显著差异,说明随着灌浆进程,干旱程度也在加剧,由以适应为主变为损害为主。两个品种相比,鲁麦21对干旱适应性较强。联系到糯质小麦比非糯质小麦具有较高的抗老化能力<sup>[21]</sup>,而鲁麦21的支/直比例

较高,从而其对旱促衰老具有较强的适应能力。

土壤干旱加速了籽粒的灌浆过程,使植株出现早衰现象。但其光合器官制造的光合产物的减少并不是抑制籽粒淀粉积累的因素<sup>[5]</sup>。在光合受到限制时,胚乳内的淀粉积累并未受到影响<sup>[22,23]</sup>。而在灌浆末期,蔗糖转变为淀粉的生理过程的抑制是主要原因<sup>[24]</sup>。本研究的结果表明,严重水分胁迫条件下,淀粉代谢的3种关键酶的活性,尤其是在灌浆中后期显著降低,表明合成淀粉的酶学机制受到影响是导致淀粉积累速率下降的内在原因之一。

本文描述了不同的土壤水分条件下3种淀粉关键酶活性、淀粉及其组分的变化动态,表明小麦在淀粉合成过程中对不同程度和不同时间长度干旱适应的异质性。这提示我们在节水栽培、育种的研究和生产实践中应注重干旱持续的过程,而不就某一时刻的影响来加以判断;注重选择淀粉合成关键酶活性较高、持续时间较长的基因型;注重几种淀粉合成酶的协同作用和平衡,以为达到合理的淀粉组分组成,满足品质的要求奠定生理基础。

## References

- [1] Fang K-X(方克旋), Wang C(王澄). Testing of amylose of wheat and effect of its content on food quality. *Chinese Cereal and Oil Food* (中国粮油食品), 1985, (2): 27—28
- [2] Zhang C-Q(张春庆), Li Q-Q(李晴祺). Study of main quality properties on processing Chinese-steamed-bread quality of ordinary wheat. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1993, 26(2): 39—46
- [3] Gloy A. Effects of trestation, an amylose inhibitor incorporated into bread, on glyceric response in normal and diabetic patients. *American J of Clinical Nutrition*, 1991, 53(1): 61—65
- [4] Holm J, Bjorck I. Bioavailability of starch in various wheat-based bread products: evaluation of metabolic responses in healthy subjects and rate and extend of in vitro starch digestion. *American J of Clinical Nutrition*, 1992, 55(2): 420—429
- [5] Duffus C M. Control of starch biosynthesis in developing cereal grain. *Biochem Society Transactions*, 1992, 20: 13—18
- [6] Keeling P L, Bacon P J, Holt D C. Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta*, 1993, 191: 342—348
- [7] Wallwork M A B, Logue S J, Macleod L C. Effect of high temperature during grain filling on starch synthesis in the developing barley grain. *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 173—181
- [8] Li T-G(李太贵), Shen P(沈波), Chen N(陈能), Luo Y-K(罗玉坤). Effect of Q-enzyme on the chalkiness formation of rice grain. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1997, 23(3): 338—344
- [9] Jenner C F, Ugalde T D, Aspinall D. The physiology of starch and proten deposition in the endosperm of wheat. *Aust J Plant Physiol*, 1991, 18: 221—226
- [10] Li Y-G(李永庚), Yu Z-W(于振文), Jiang D(姜东), Yu S-L(余松烈). Studies on the dynamic changes of the synthesis of sucrose in the flag leaf and starch in the grain and related enzymes of high-yielding wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, 27(5): 658—664
- [11] He Z-F(何照范). Content of amylose, amylopectin and starch using a doubled-wavelength spectrum method. In: *Quality of Grains and Oil and Its Analysis Technology* (粮油籽粒品质及其分析技术). Beijing: China Agricultural Press, 1985. 290—294
- [12] Denyer K. Identification of multiple isoforms of soluble and granule-bound starch synthase in developing wheat endosperm. *Planta*, 1995, 196: 256—265
- [13] Evans L T. Some physiological aspects of evolution of wheat. *Aust J Biol Sci*, 1970, 23: 725—741
- [14] Evans L T. The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Aust J Biol Sci*, 1970, 23: 743—752
- [15] Evers A D. Development of the endosperm of wheat. *Ann Bot*, 1970, 34: 547—555
- [16] Zhao X C, Batey I L, Sharp P J. A Single genetic locus associated with starch granule proteins and noodle quality in wheat. *Journal of Cereal Science*, 1998, 27: 7—13
- [17] Keeling P L, Wood J R, Tyson R H, Bridges I G. Starch biosynthesis in developing wheat grain. Evidence against the direction involvement of triosephosphate in the metabolic pathway. *Plant Physiol*, 1988, 87: 311—319
- [18] Sheng H-D(盛宏达), Xi L(奚雷), Wang S-T(王韶唐). Effect of soil water deficit on photosynthesis of various organs during early developing of grains of wheat. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1986, 12(2): 109—115
- [19] Xu Z-Z(许振柱), Yu Z-W(于振文), Qi X-H(齐新华), Yu S-L(余松烈). Effect of soil drought on ethylene evolution, polyamine accumulation and cell membrane in flag leaf of winter wheat. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1995, 21(3): 295—301
- [20] Flexas J, Escalona J M, Medrano H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 39—48
- [21] Hayakawa K, Tanaka K, Nakamura T. Quality characteristics of waxy hexaploid wheat: Properties of starch gelatinization and retrogradation. *Cereal Chemistry*. 1997, 74(5): 576—580
- [22] Jenner C F, Rathjen A J. Factors regulating the accumulation of starch in ripening wheat grains. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1975, 2: 311—322
- [23] Sofield I, Evans L T, Cook M G, Wardlaw I F. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1977, 4: 785—797
- [24] Lingle S E, Chevalier P. Movement and metabolism of sucrose in developing barley kernels. *Crop Science*, 1984, 24: 315—319