

5-氨基乙酰丙酸(ALA)对冬小麦花后干物质生产和旗叶衰老的影响*

姚素梅** 茹振钢 刘明久 杨文平 冯素伟 李 淦

(河南科技学院生命科技学院, 河南新乡 453003)

摘要 以百农矮抗58小麦为材料,采用大田试验的方法,研究了始穗期喷施不同浓度(0, 10, 30, 50 mg · L⁻¹)的5-氨基乙酰丙酸(ALA)对冬小麦花后干物质生产和旗叶衰老的影响。结果表明:10~50 mg · L⁻¹ ALA处理有利于植株对干物质的积累,至成熟期其干物质总量明显高于对照(0 mg · L⁻¹);10~50 mg · L⁻¹ ALA处理各器官干物质的分配率与对照没有显著性差异,但其花后生产的干物质对产量的贡献率显著高于对照;在开花期,10~50 mg · L⁻¹ ALA处理的叶面积指数与对照没有显著性差异,但在乳熟期和腊熟期,叶面积指数显著高于对照。从开花期至蜡熟期,10~50 mg · L⁻¹ ALA处理的旗叶SPAD值和净光合速率均高于对照;在灌浆后期,ALA处理降低了旗叶丙二醛(MDA)含量和相对电导率。与对照相比,10~50 mg · L⁻¹ ALA处理冬小麦的穗粒数、千粒重和产量显著增加,其中以30 mg · L⁻¹ ALA处理增产效果最大。

关键词 ALA 冬小麦 干物质积累 叶面积指数 生理特性 籽粒产量

文章编号 1001-9332(2011)02-0383-06 **中图分类号** Q945; S511.1 **文献标识码** A

Effects of 5-aminolevulinic acid on winter wheat dry matter accumulation after anthesis and flag leaf senescence. YAO Su-mei, RU Zhen-gang, LIU Ming-jiu, YANG Wen-ping, FENG Su-wei, LI Gan (College of Life Science and Technology, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, Henan, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(2): 383-388.

Abstract: Taking wheat cultivar Bainong AK58 as test material, a field experiment was conducted to study the effects of different concentration 5-aminolevulinic acid (ALA) (0, 10, 30 and 50 mg · L⁻¹) applied at initial heading stage on the post-anthesis dry matter accumulation and flag leaf senescence of the cultivar. Applying 10-50 mg · L⁻¹ of ALA benefited the dry matter accumulation, with its total amount at maturing stage being significantly higher than that of the control (0 mg · L⁻¹ ALA). 10-50 mg · L⁻¹ of ALA had no significant effects on the distribution of accumulated dry matter in leaf, stem and sheath, and grain, but increased the contribution of the dry matter to grain yield. 10-50 mg · L⁻¹ of ALA increased the leaf area index at milky and dough stages, but had no effects on it at flowering stage. After treated with 10-50 mg · L⁻¹ ALA, the leaf SPAD value and net photosynthetic rate from anthesis to milky stage were significantly higher, and the MDA content and relative electric conductivity at later grain-filling stage were lower, compared with those of the control. Applying 10-50 mg · L⁻¹ of ALA increased the grain number per spike, 1000-grain mass, and grain yield significantly, with the best effect when applying 30 mg · L⁻¹ ALA.

Key words: 5-aminolevulinic acid; winter wheat; dry matter accumulation; leaf area index; physiological characteristics; grain yield.

5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA), 又名5-氨基酮戊酸,是一种广泛存在于植物、动物、

真菌及细菌等生物机体活细胞中的非蛋白氨基酸,是所有卟啉化合物叶绿素和血红素生物合成的关键前体,作为植物叶绿素合成研究的一部分,很早就受到关注。近年来这种五碳化合物又引起人们新的兴趣,它不但在医学上可以作为新一代癌症光疗药物,

* 河南省教育厅自然科学研究计划项目(2007210007)和河南省重大科技专项(081100110200)资助。

** 通讯作者。E-mail: sumey@126.com

2010-08-02 收稿,2010-11-16 接受。

而且在农业上除了可以调节叶绿素的合成、与植物光合作用有关外,还能在高浓度下作为天然无污染、无残留的光敏除草剂,在低浓度下具有调节植物生长发育的功能,被看作是一种新型的植物生长调节物质^[1]. 随着人类社会对生态和环境安全的日益关注,具有无毒副作用、易降解、无残留特点的 ALA 备受国内外学者及产业界的重视.

研究发现,ALA 在低浓度下可明显提高植物的抗冷性^[2-3]、耐盐性^[4-7],减弱土壤中残留的除草剂毒性效应^[8],并能提高园艺作物的食用品质和外观品质^[9],促进作物的叶片气体交换^[4, 10],提高作物的生理活性^[11-12]和产量^[13-14]. 因此 ALA 在农业生产上有重要的潜在应用价值.

国内外就 ALA 对作物产量、抗逆性的影响进行了一些研究,但有关 ALA 对作物冬小麦花后干物质生产和旗叶衰老的影响研究报道甚少,而这些影响与 ALA 的作用机制密切相关. 本试验以冬小麦为对象,研究了 ALA 对作物干物质积累运转、叶面积指数、光合速率、旗叶 SPAD 值、丙二醛含量等作物生长和生理特性参数的影响,旨在揭示 ALA 对作物的增产机理和作用机制,探讨 ALA 潜在应用价值,为科学合理应用 ALA 提高其综合效益提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2006—2007 年在河南省新乡市洪门镇河南科技学院试验场进行,供试小麦品种为百农矮抗 58,于 2006 年 10 月 5 日播种,田间管理同大田生产. 试验设喷施 0(CK)、10、30、50 mg · L⁻¹ ALA 4 个处理,随机区组设计,3 次重复,小区面积 20 m². 对照处理喷等量清水,于冬小麦的始穗期开始喷施,2 d 后重复喷 1 次,喷量为每小区 4 L.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 干物质积累和运转 分别在开花期、乳熟期和成熟期进行取样,每小区采集植株样品 20 株,置于电热恒温鼓风干燥箱在 105 °C 下杀青 30 min,80 °C 下烘干至恒量,测定植株干物质质量. 按照杨建昌等^[15]的方法,花后干物质积累量 = (成熟期干物质质量 - 开花期干物质质量); 花后干物质积累量对产量的贡献率 = (成熟期干物质质量 - 开花期干物质质量) / 成熟期籽粒干物质质量 × 100%.

1.2.2 净光合速率、叶面积指数和旗叶 SPAD 值 在冬小麦开花期、乳熟期和腊熟期采用 Li-6400 便携式光合测定系统测定叶片的净光合速率,各处理随机选取具有代表性的植株 3 株,于 9:00—10:00 测定旗叶净光合速率. 在开花期、乳熟期、腊熟期每小区分别取代表性植株 20 株,用比叶重法测定叶面积,测定总叶面积后,计算叶面积指数(LAI). 利用日本产叶绿素仪(SPAD-502)测定旗叶的 SPAD 值,表示叶片叶绿素相对含量.

1.2.3 丙二醛(MDA)含量和相对电导率 旗叶丙二醛含量采用硫代巴比妥酸(TBA)显色法测定^[16]. 细胞膜透性用相对电导率表示,用 DDS-307 型电导率仪测定.

1.2.4 产量及其组成 收获前,每小区选 2 个有代表性的 1 m² 地块调查成穗数,另取 25 株以常规方法进行室内考种,测定产量及产量构成因素.

1.3 数据处理

采用 SAS 统计软件分析试验数据,其中方差分析应用 LSD 法,回归分析应用 REG 法.

2 结果与分析

2.1 ALA 对冬小麦干物质积累运转的影响

由表 1 可知,在开花期,30 mg · L⁻¹ ALA 处理冬小麦群体干物质积累显著高于对照,10、50 mg · L⁻¹ ALA 处理与对照之间差异没有达到显著水平.

表 1 ALA 对冬小麦干物质积累及花后干物质对产量贡献率的影响

Table 1 Effects of ALA on dry matter accumulation and contribution of post-anthesis accumulation to grain yield in winter wheat

ALA 浓度 ALA concentration (mg · L ⁻¹)	干物质积累量 Dry matter accumulation (kg · hm ⁻²)			花后积累量 Post-anthesis accumulation (kg · hm ⁻²)	花后积累量 对产量的贡献率 Contribution of post- anthesis accumulation to grain yield (%)
	开花期 Anthesis	乳熟期 Milking	成熟期 Maturity		
0	11129b	13108c	16718c	5589b	66.5b
10	11358b	14114b	17972b	6614a	73.5a
30	11922a	14875a	18915a	6993a	74.6a
50	11192b	13893b	17605b	6413a	72.0a

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

随着生育进程的推移,在乳熟期和成熟期,10~50 mg·L⁻¹ ALA 处理冬小麦群体干物质积累均显著高于对照。ALA 处理之间,30 mg·L⁻¹ ALA 处理的干物质积累量较 10、50 mg·L⁻¹ ALA 处理显著提高,10 mg·L⁻¹ ALA 与 50 mg·L⁻¹ ALA 处理之间差异则没有达到显著水平。10~50 mg·L⁻¹ ALA 处理花后干物质质量对产量的贡献率也显著高于对照。说明喷施 ALA 有利于冬小麦花后干物质的积累,增加花后干物质积累量对籽粒产量的贡献。

2.2 ALA 对冬小麦干物质分配的影响

冬小麦开花期、乳熟期和成熟期干物质总量在叶片、茎鞘、穗的分配率在不同浓度 ALA 处理之间及 ALA 处理与对照之间差异均不显著,表明 10~50 mg·L⁻¹ ALA 处理对冬小麦干物质在各器官中的分配没有显著影响(表 2)。

2.3 ALA 对冬小麦叶面积指数的影响

由表 3 可知,在开花期,不同处理之间的冬小麦叶面积指数没有显著差异。随着叶片的逐渐衰老,至乳熟期和蜡熟期,10~50 mg·L⁻¹ ALA 处理的叶面积指数显著高于对照,其中在蜡熟期,30 mg·L⁻¹

表 2 ALA 对冬小麦干物质在不同器官中分配的影响

Table 2 Effects of ALA on distribution of dry matter in different organs of winter wheat

生育时期 Growth stage	ALA 浓度 ALA concentration (mg·L ⁻¹)	分配率 Distribution rate (%)		
		叶片 Leaf	茎鞘 Stem and sheath	穗 Ear
开花期 Anthesis	0	24.8a	56.5a	18.7a
	10	25.9a	54.6a	19.5a
	30	22.4a	57.9a	19.7a
	50	25.6a	55.9a	18.5a
乳熟期 Milking	0	19.5a	45.3a	35.2a
	10	18.9a	46.3a	34.8a
	30	17.7a	45.8a	36.5a
	50	18.5a	44.7a	36.8a
成熟期 Maturity	0	7.9a	32.0a	60.1a
	10	7.6a	30.3a	62.1a
	30	7.2a	31.9a	60.9a
	50	8.5a	32.4a	59.1a

表 4 ALA 对冬小麦旗叶 SPAD 值和净光合速率的影响

Table 4 Effects of ALA on SPAD value and net photosynthetic rate in flag leaf of winter wheat

ALA 浓度 ALA concentration (mg·L ⁻¹)	SPAD 值 SPAD value			净光合速率 Net photosynthetic rate (μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)		
	开花期 Anthesis stage	乳熟期 Milky stage	蜡熟期 Dough stage	开花期 Anthesis stage	乳熟期 Milky stage	蜡熟期 Dough stage
	0	52.6b	43.4c	12.3c	16.79b	11.53c
10	57.0a	52.8ab	17.0b	19.33a	14.29ab	6.48b
30	61.3a	54.6a	19.8a	20.86a	15.24a	7.59a
50	58.4a	48.9b	15.9b	18.87a	13.72b	6.07b

表 3 ALA 对冬小麦叶面积指数的影响

Table 3 Effects of ALA on leaf area index of winter wheat

ALA 浓度 ALA concentration (mg·L ⁻¹)	开花期 Anthesis stage	乳熟期 Milky stage	蜡熟期 Dough stage
0	4.93a	4.14b	1.07c
10	5.49a	4.80a	1.52b
30	5.40a	4.87a	1.83a
50	5.11a	4.65a	1.47b

ALA 处理的叶面积指数最高,与 0、10、50 mg·L⁻¹ ALA 处理差异均达显著水平。说明始穗期喷施 10~50 mg·L⁻¹ ALA 可提高冬小麦灌浆期的叶面积指数,延缓叶片衰老,延长灌浆后期的叶片功能期。

2.4 ALA 对冬小麦旗叶叶绿素相对含量和净光合速率的影响

ALA 对冬小麦旗叶叶绿素相对含量(SPAD 值)和净光合速率的影响见表 4。10~50 mg·L⁻¹ ALA 处理各生育时期旗叶的 SPAD 值和净光合速率均显著高于对照。3 个浓度 ALA 处理之间的表现则因生育时期的不同而不同:乳熟期,30 mg·L⁻¹ ALA 处理的 SPAD 值和净光合速率显著高于 50 mg·L⁻¹ ALA 处理,10 mg·L⁻¹ ALA 与 50 mg·L⁻¹ ALA 处理之间差异则没有达到显著水平;蜡熟期,30 mg·L⁻¹ ALA 处理的 SPAD 值和净光合速率显著高于 10、50 mg·L⁻¹ ALA 处理,10 mg·L⁻¹ ALA 与 50 mg·L⁻¹ ALA 处理之间差异仍没有达到显著水平。表明喷施 10~50 mg·L⁻¹ ALA 促进了冬小麦叶片的光合作用,使冬小麦维持了较高的叶绿素相对含量和净光合速率,其中以 30 mg·L⁻¹ ALA 处理最高。

2.5 ALA 对冬小麦旗叶丙二醛含量和相对电导率的影响

叶片的丙二醛含量和相对电导率是叶片衰老的生理指标。由图 1 可知,在灌浆后期,10~50 mg·L⁻¹ ALA 使旗叶中的丙二醛含量和相对电导率均显著低于对照。不同浓度 ALA 处理之间,30 mg·L⁻¹ ALA 处理的丙二醛含量和相对电导率均显著低于

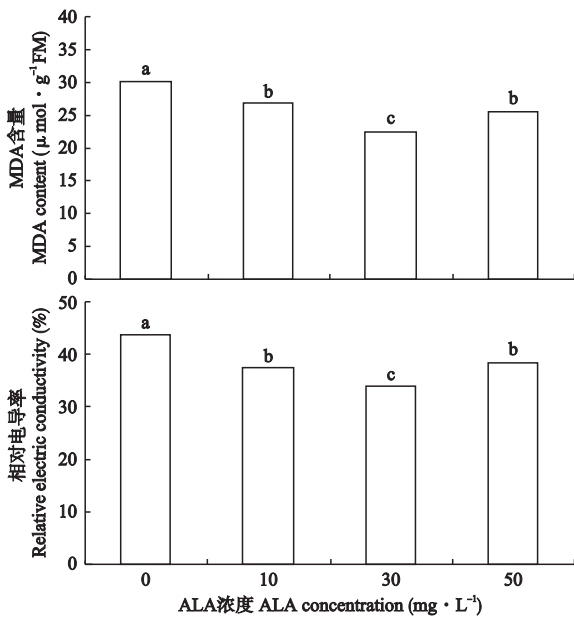


图1 ALA对冬小麦旗叶丙二醛含量和相对电导率的影响
Fig. 1 Effects of ALA on MDA content and relative electric conductivity in flag leaf of winter wheat.

10、50 mg · L⁻¹ ALA 处理, 10 mg · L⁻¹ ALA 与 50 mg · L⁻¹ ALA 处理之间差异不显著. 表明喷施 10 ~ 50 mg · L⁻¹ ALA 可以降低小麦灌浆末期旗叶丙二醛含量和相对电导率, 减少冬小麦叶片细胞膜损伤, 使冬小麦细胞膜透性减小, 电解质渗出率降低, 从而降低叶片膜脂过氧化水平, 延缓旗叶衰老. 其中以 30 mg · L⁻¹ ALA 处理旗叶的丙二醛含量和相对电导率最低.

2.6 ALA 对冬小麦产量及产量构成因素的影响

由表 5 可知, 10 ~ 50 mg · L⁻¹ ALA 处理使冬小麦产量显著提高, 其中以 30 mg · L⁻¹ ALA 处理的产量最高, 与其他处理相比, 差异均达显著水平. 与对照相比, ALA 处理穗粒数和千粒重均显著提高, 且以 30 mg · L⁻¹ ALA 处理最高. 表明冬小麦始穗期喷施 ALA 可提高产量, 增产的主要原因是提高了植株穗粒数和千粒重.

表 5 ALA 对冬小麦产量及其构成因素的影响
Table 5 Effects of ALA on yield and its components of winter wheat

ALA 浓度 ALA concentration (mg · L ⁻¹)	成穗数 Spike number (×10 ⁴ · hm ⁻²)	穗粒数 Grain number per spike	千粒重 1000- grain mass (g)	籽粒产量 Grain yield (kg · hm ⁻²)
0	617. 5a	32. 82b	41. 45c	8401c
10	608. 0a	34. 27a	43. 01b	9005b
30	613. 8a	34. 43a	44. 36a	9374a
50	620. 4a	33. 84a	42. 58b	8910b

3 讨论

ALA 是叶绿素合成的关键前体, 在植物体内, 两分子 ALA 脱水缩合形成成为 1 分子具有吡咯环的胆色素原, 再由四分子胆色素原聚合成卟啉原并转化为原卟啉 IX, 原卟啉 IX 与镁结合生成 Mg-原卟啉, 进而合成叶绿素. 叶绿素作为光合色素, 在植物光合作用中起着关键性作用. 始穗期喷施 ALA 显著增加了冬小麦旗叶的叶绿素相对含量 (SPAD 值), 表明外源 ALA 有助于维持冬小麦叶片的叶绿素含量, 也可能是 ALA 作为植物生长调节物质激活了叶绿素生物合成过程中的某些酶类, 减缓了对叶绿素结构的破坏^[17], 从而使叶片的 SPAD 值增加. 研究表明, 光合速率与作物叶片叶绿素含量呈正相关^[18], 本研究结果也证实了这一结论: ALA 显著增加了冬小麦旗叶叶绿素相对含量, 同时叶片净光合速率也得到显著提高. 姜成后和王学臣^[19]指出, 作物籽粒产量的增加与开花后功能叶片叶绿素含量的显著提高及植株衰老后期叶片仍具有较高的光合物质生产能力密切相关. 在本试验 ALA 处理下, 冬小麦叶片 SPAD 值和净光合速率的提高可延长叶片的有效功能期, 增加花后同化物的积累量, 从而有利于作物产量的提高.

本试验中, ALA 处理下冬小麦叶片 MDA 含量、相对电导率均低于对照. MDA 是过氧化产物的一种, 它能强烈地与细胞内各种成分发生反应, 造成酶和膜的严重损伤^[20-21], 导致膜结构破坏, 电解质渗出率增加, 植株衰老, 最终导致作物粒重降低. 相对电导率是反映植物膜系统状况的一个指标, 植物在衰老或受到其他损伤的情况下细胞膜容易破裂, 膜蛋白受损使相对电导率增大. 本试验结果表明, ALA 能不同程度地减少冬小麦叶片细胞膜损伤, 降低叶片细胞膜过氧化反应, 使 MDA 含量和电解质渗出率降低, 延缓了旗叶衰老, 从而有利于冬小麦产量的增加.

10 ~ 50 mg · L⁻¹ ALA 处理有利于冬小麦植株对干物质的积累, 至成熟期 ALA 处理的冬小麦干物质总量明显高于对照, 其开花后生产的干物质对产量的贡献率显著提高. 研究表明, 提高花后干物质同化率是提高产量的主要途径^[22-23], 花后积累的干物质有利于增加小麦粒重^[24]. 10 ~ 50 mg · L⁻¹ ALA 处理开花后生产的干物质对籽粒的贡献率显著高于对

照,是因为喷施 ALA 增加了净光合速率和叶绿素相对含量,降低了灌浆后期旗叶细胞膜过氧化程度,从而提高了植株的同化率,延长了植株叶片的光合功能持续期,为籽粒形成提供了较充足的干物质.这也是始穗期喷施 ALA 条件下冬小麦群体干物质积累量增大、花后干物质对产量贡献率提高和产量增加的重要生理生化基础.

综上所述,始穗期喷施 ALA 条件下,冬小麦旗叶的 SPAD 值和净光合速率显著提高,叶片 MDA 含量和相对电导率降低,花后干物质积累量及其对籽粒的贡献率提高,从而显著提高了小麦穗粒数、千粒重和产量. $10 \sim 50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA 处理的小麦产量较对照提高了 6.1% ~ 11.6%,其中以 $30 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA 处理增产幅度最大,为了更准确地分析 ALA 施用浓度(X)与冬小麦产量(Y)的关系,利用本试验测定的冬小麦产量数据进行非线性回归分析,得到的回归方程为: $Y = 8418.23 + 66.91X - 1.14X^2$ ($R^2 = 0.996$),对该方程求导并令一阶导数方程为 0,可求得: $X = 29.35$,即理论上能够获得最高产量的适宜 ALA 浓度与本试验通过生产实际获得的最佳浓度 $30 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 非常接近,因此 $30 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA 为冬小麦始穗期喷施的最适宜浓度.

参考文献

- [1] Bindu RC, Vivekanandan M. Hormonal activities of 5-aminolevulinic acid in callus induction and micropropagation. *Plant Growth Regulation*, 1998, **26**: 15–18
- [2] Wang L-J (汪良驹), Jiang W-B (姜卫兵), Huang B-J (黄保健). Promotion of photosynthesis by 5-aminolevulinic acid (ALA) during and after chilling stress in melon seedlings grown under low light condition. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2004, **31**(3): 321–326 (in Chinese)
- [3] Wang LJ, Jiang WB, Huang BJ. Promotion of 5-aminolevulinic acid on photosynthesis of melon seedlings under low light and chilling stress conditions. *Physiologia Plantarum*, 2004, **121**: 258–264
- [4] Tarek Y, Mohamed A. Mechanisms of enhancing photosynthetic gas exchange in date palm seedlings (*Phoenix dactylifera* L.) under salinity stress by a 5-aminolevulinic acid-based fertilizer. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, **27**: 50–59
- [5] Wang LJ, Jiang WB, Liu H. Promotion by 5-aminolevulinic acid of germination of *Pakchoi* seeds under salt stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**: 1084–1091
- [6] Zhang ZJ, Li HZ, Zhou WJ, *et al.* Effect of 5-aminolevulinic acid on development and salt tolerance of potato (*Solanum tuberosum* L.) microtubers in vitro. *Plant Growth Regulation*, 2006, **49**: 27–34
- [7] Watanabe K, Tanaka T, Hotta Y, *et al.* Improving salt tolerance of cotton seedlings with 5-aminolevulinic acid. *Plant Growth Regulation*, 2000, **32**: 99–103
- [8] Zhang WF, Zhang F, Raziuddin R. Effects of 5-aminolevulinic acid on oilseed rape seedling growth under herbicide toxicity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, **27**: 1–11
- [9] Wang L-J (汪良驹), Wang Z-H (王中华), Li Z-Q (李志强). Effects of 5-aminolevulinic acid on enhancing apple fruit coloration. *Journal of Fruit Science* (果树学报), 2004, **21**(6): 512–515 (in Chinese)
- [10] Yao S-M (姚素梅), Liu M-J (刘明久), Ru Z-G (茹振钢), *et al.* Effects of 5-aminolevulinic acid on leaf gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2010, **16**(1): 244–248 (in Chinese)
- [11] Yao S-M (姚素梅), Wang W-J (王维金). Analysis of effect of physiological factors on seed setting rate of two-line hybrid rice with grey correlation method. *Journal of Biomathematics* (生物数学学报), 2007, **22**(1): 157–163 (in Chinese)
- [12] Luo BS, Yasushi H, Qu YL, *et al.* Effect of 5-aminolevulinic acid on the growth and ripening of wheat. *Journal of Pesticide Science*, 1998, **23**: 300–303
- [13] Yao S-M (姚素梅), Wang W-J (王维金), Chen G-X (陈国兴). Effects of 5-aminolevulinic acid on phosphate absorption and distribution in rice using ^{32}P trace method. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2006, **12**(1): 70–75 (in Chinese)
- [14] Yao S-M (姚素梅), Wang W-J (王维金). Effects of 5-aminolevulinic acid on grain filling and yield of the two-line Japonica hybrid rice. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 2004, **23**(5): 495–499 (in Chinese)
- [15] Yang J-C (杨建昌), Zhu Q-S (朱庆森), Wang Z-Q (王志琴), *et al.* Photosynthetic characteristics, dry matter accumulation and its translocation in intersubspecific hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1997, **23**(1): 82–88 (in Chinese)
- [16] Li H-S (李合生). Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [17] Tanaka Y, Tanaka A, Tsuji H. Effects of 5-aminolevulinic acid on the accumulation of chlorophyll b and proteins of the light-harvesting chlorophyll a/b-protein com-

- plex of photosystem II. *Plant and Cell Physiology*, 1993, **34**: 465-472
- [18] Zou Q (邹琦), Wang X-C (王学臣). *Physiological Research Advance in Crops with Higher Yield and Higher Efficiency*. Beijing: Science Press, 1996 (in Chinese)
- [19] Lou C-H (娄成后), Wang X-C (王学臣). *Physiological Base of Crops Yield Formation*. Beijing: China Agriculture Press, 2001 (in Chinese)
- [20] Zhao C-X (赵长星), Ma D-H (马东辉), Wang Y-F (王月福), *et al.* Effects of nitrogen application rate and post-anthesis soil moisture content on the flag leaf senescence and kernel weight of wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2008, **19**(11): 2388-2393 (in Chinese)
- [21] Wang P (王萍), Zhang C-J (张成军), Chen G-X (陈国祥), *et al.* Effects of low temperature on lipid peroxidation and fatty acid composition of flag leaf in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica (作物学报)*, 2006, **32**(4): 568-572 (in Chinese)
- [22] Chu P-F (褚鹏飞), Yu Z-W (于振文), Wang D (王东), *et al.* Effects of irrigation stage and amount on winter wheat fructan accumulation and translocation after anthesis and water use efficiency. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2009, **20**(11): 2691-2698 (in Chinese)
- [23] Shen J-H (沈建辉), Dai T-B (戴廷波), Jing Q (荆奇), *et al.* Effect of nitrogen topdressing time on the accumulation and transfer of nitrogen, yield and protein content in specialty wheat. *Journal of Triticeae Crops (麦类作物学报)*, 2004, **24**(1): 55-58 (in Chinese)
- [24] Gao Q-R (高庆荣), Sun L-Z (孙兰珍), Liu B-S (刘保申). Accumulation, transportation and distribution of dry matter after anthesis in hybrid wheat. *Acta Agronomica Sinica (作物学报)*, 2000, **26**(2): 163-170 (in Chinese)

作者简介 姚素梅,女,1974年生,博士,副教授.主要从事农业水资源高效利用和作物高产栽培理论与技术研究,发表论文20余篇. E-mail: sumey@126.com

责任编辑 张凤丽
