

三种栽培模式下不同基因型冬小麦旗叶衰老代谢比较

何海英, 冯佰利, 高小丽, 高金锋, 刘鹏涛, 张 琪

(西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:为了探索冬小麦在不同栽培模式下功能叶片衰老代谢的生理机制, 以 cp02(213)、cp99(1) 和陕农 512 为材料, 比较研究了常规栽培、覆草栽培、地膜覆盖 3 种栽培模式下小麦旗叶衰老代谢特性。结果表明, 覆草栽培叶面积、旗叶功能期、叶绿素含量、叶片保护酶活性(SOD、POD、CAT) 显著高于常规栽培, 膜脂过氧化程度较低, 叶片衰老速度缓慢, 代谢强度旺盛, 有利于籽粒灌浆和光合产物的积累。灌浆前期, 地膜覆盖叶面积、旗叶功能期、叶绿素含量、叶片保护性酶活性(SOD、POD、CAT) 显著高于常规栽培, 膜脂过氧化程度低于常规栽培; 灌浆后期, 叶绿素含量急剧下降, 叶片衰老速度加快, 膜脂过氧化程度加剧。参试品种(系)中陕农 512 叶片衰老速度缓慢, 保绿性好。

关键词:冬小麦; 栽培模式; 叶片衰老; 活性氧代谢

文章编号:1000-0933(2009)07-3775-07 中图分类号:S154 文献标识码:A

Comparison on the flag leaf aging metabolism of different winter wheat genotypes under three planting models

HE Hai-Ying, FENG Bai-Li, GAO Xiao-Li, GAO Jin-Feng, LIU Peng-Tao, ZHANG Jun

College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3775 ~ 3781.

Abstract: To investigate the leaf aging metabolism of winter wheat under different planting models, three wheat cultivars of cp02(213), cp99(1) and Shaan 512 were used to study the effects of three cultivation models of flat planting, straw mulching, plastic film-mulching) on leaf aging metabolism. The results showed that compared with flat planting (CK), the leaf area, flag leaf function duration, chlorophyll content and the activities of protection enzymes of SOD, POD and CAT in leaves in straw mulching were significantly higher, its malondialdehyde content and over oxidation degree of membrane lipids was lower, the speed of flag leaf aging was slower and the metabolizability was vigorous, which are beneficial to the grain-filling and accumulation of photosynthesis products. At the early grain filling stage, the leaf area, flag leaf function duration, chlorophyll content and the activities of protection enzymes of SOD, POD and CAT in leaves in plastic film mulching were significantly higher than that in CK, while at the late filling stage, there were a remarkable decline of leaf chlorophyll content, a quick leaf aging and a marked increase of MDA content. Among the three wheat cultivars, the leaf aging of Shaan512 was slowly and maintained green well.

Key Words: winter wheat; planting model; leaf aging; activate oxygen metabolism

叶片是植物进行光合作用的重要器官, 在植物生长发育过程及籽粒灌浆物质的生产和积累中起重要作用^[1]。现已证明, 小麦叶片衰老不仅表现为叶绿素及可溶性蛋白降解, 而且还伴随着活性氧、自由基代谢失调的累积过程^[2,3]; 同时细胞内存在清除这些活性氧的多种途径, 其中活性氧清除酶系统是植物自身适应性

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)资助项目(2006AA100201); 国家自然科学基金重大资助项目(30230230)

收稿日期: 2008-09-24; 修订日期: 2008-12-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 7012766@163.com

调节的一个重要方面^[4]。超氧化物歧化酶(SOD)正是细胞内活性氧清除系统的重要保护酶,它能催化 O₂⁻的歧化作用,形成分子态的氧(O₂)和 H₂O₂又被过氧化氢酶(CAT),过氧化物酶(POD)循环所分解,产物为分子态氧和水,防止膜脂过氧化作用,延缓植物衰老,使植物维持正常的生长和发育^[5,6]。小麦叶片 MDA 的积累速率可代表组织中总的清除自由基能力的大小^[7]。膜脂过氧化速率越大,MDA 积累越多,表明组织的保护能力越弱^[8]。

以往研究表明,秸秆覆盖能有效提高作物水分利用效率,培肥地力,提高作物光能利用率^[9]。覆膜栽培可明显提高冬小麦的光合速率,还可以提高春小麦灌浆前期叶片叶绿素的含量和蛋白质含量,灌浆后期使叶绿素、蛋白质降解提前^[10]。小麦的水分生产效率与作物不同品种特性、栽培模式密切相关^[11,12]。本试验研究了 3 种基因型冬小麦在不同栽培模式下叶片衰老与活性氧代谢特性,旨在为小麦抗旱机理研究和高产优质栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2006~2007 年在西北农林科技大学农作试验站进行。试验站地处黄土高原南部旱作区,海拔 520m 左右,年平均降水量为 550~660mm,主要集中在 7~9 月份,属我国小麦产区中的黄淮平原冬麦区,为暖温带半湿润气候。试验地土壤为壤土,耕层 10~20cm 含有机质 10.5g/kg、全氮 1.20g/kg、全磷(P₂O₅)0.19 g/kg、有效磷(P)5.34mg/kg、速效钾 146 mg/kg,前茬休闲。

试验供试品种(系)为冬小麦陕 512(抗旱性较强)、cp99(1)、cp02(213),3 个品种(系)在常规栽培下生育期基本一致。试验设常规栽培(CG)、秸秆覆盖(FC)、地膜覆盖(FM)3 种栽培模式。(1)常规栽培:裸地无覆盖;(2)秸秆覆盖:小麦行间全生育期覆盖麦草 4500kg/hm²;(3)地膜覆盖:采用当地的平覆膜方式,全生育期全区覆膜,膜上播种小麦。小区面积 7.0m²(2.6m×2.5m),各小区种植 12 行小麦,行距为 20cm,小区行长 2.5m,基本苗为 150×10⁴株/hm²,随机区组排列,重复 3 次,共 9 个处理。于 2006 年 10 月上旬开沟带尺点播,播前按尿素 225kg/hm²、磷酸二铵 225kg/hm²、磷酸二氢钾 30kg/hm²的标准施足基肥,田间管理按黄淮麦区品种比较试验要求进行。

1.2 测定项目及方法

自小麦开花期选择同一天开花、生长基本一致且无病虫害的小麦植株,挂牌标记并取样,以后每隔 6d 于 8:00 取样,每小区选取具有代表性的标记植株小麦旗叶各 5 片,所有样品及时放入冰壶带回实验室,用于相关指标的测定。

1.2.1 叶面积测定

采用长宽系数法,计算公式如下:

$$\text{绿叶面积} = \text{长} \times \text{中部宽} \times 0.81$$

1.2.2 叶绿素(Chl)含量

将样品叶片剪碎混匀,用 80% 丙酮浸提法^[13]测定,重复 3 次,按 Inskeep 法计算其叶绿素含量^[14]。

1.2.3 活性氧代谢酶

取 0.500g 剪碎的样品,置预冷研钵中,加入 8ml 含 1% PVP 的冷磷酸缓冲液(50mmol/L, pH7.8)8ml 及少量石英砂,在冰浴中研磨提取,匀浆于 2°C 20 000 × g 冷冻离心 20min,上清液即为酶提取液。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参照王爱国^[15]等改进法,过氧化氢酶(CAT)活性测定采用 Beers 和 Sizers 改进法^[16];过氧化物酶(POD)活性测定采用 Sigma 法^[16]。

1.2.4 丙二醛(MDA)含量

采用硫代巴比妥酸(TBA)法稍作改进^[17]。在酸性条件下加热,硫代巴比妥酸与酶提取液中的 MDA 发生显色反应,利用 532nm 和 600nm 波长下的光密度的差值计算 MDA 含量。

1.3 数据统计与分析

采用 Microsoft Excel、DPS 和 Origin 统计软件进行数据处理和分析。

2 结果与分析

2.1 叶面积及叶片功能期变化

叶面积变化是反映叶片衰老的重要指标,表1显示,花后各处理旗叶叶面积均呈先升后降的变化趋势,且叶面积均为覆草>覆膜>常规。覆草栽培条件下叶面积显著高于地膜覆盖和常规栽培,地膜覆盖栽培模式下叶面积在开花-花后15d大于常规栽培但差异不显著,在开花后22d叶面积下降迅速,且临近成熟时,地膜覆盖栽培模式下叶片萎缩严重,面积较小。3品种(系)旗叶叶面积变化趋势基本一致,但叶面积大小均表现为陕512>cp99(1)>cp02(213)。叶片功能期反映了叶片活力相对持续时间,从表1中看出,各处理旗叶功能期长短不同,同一品种覆草栽培条件下旗叶功能期最长,常规栽培次之,地膜覆盖最短;3个品种(系)陕512最长, cp99(1)次之, cp02(213)最短,但均无显著差异。

表1 不同品种(系)在3种栽培模式下叶面积和叶片功能期的变化(d)

Table 1 Changes of leaf area and flag leaf function duration of different wheat cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后不同天数叶面积 The leaf area (cm ²) at different days after anthesis (d)						旗叶功能期 Flag leaf function duration (d)
		1	8	15	22	29	36	
陕512 Shaan512	FC	54.5aA	57.9aA	62.4aA	54.1aA	42.3aA	29.6aA	90.6aA
	FM	49.3bB	54.6bB	57.4bB	47.8bB	30.3bB	16.8cC	85.3aA
	CG	47.5bB	52.2bB	53.1cB	45.2bB	32.8bB	22.7bB	87.8aA
cp99(1)	FC	50.9aA	55.2aA	58.6aA	49.9aA	35.6aA	26.5aA	88.7aA
	FM	47.1bB	51.3bB	54.2bB	44.0bB	31.4bB	14.9cC	84.2aA
	CG	46.3bB	48.8bB	52.4bB	42.1bB	29.8bB	19.7bB	86.5aA
cp02(213)	FC	48.2aA	52.8aA	55.9aA	47.1aA	33.2aA	23.1aA	88.0aA
	FM	46.5bAB	48.3bB	52.1bB	45.3bB	30.6bB	15.0cB	83.4aA
	CG	45.2bAB	47.4bB	49.8bB	45.1bB	32.0bB	20.2bB	86.0aA

大小字母分别代表不同栽培模式间在1%和5%水平的显著差异;以下各表同
Different capital or small letters indicate difference significant at the 0.01 and 0.05 levels; the same below

2.2 叶绿素含量变化

叶绿素的逐渐丧失,是小麦叶片衰老最明显的特点。表2可知,不同栽培模式下小麦旗叶叶绿素含量随着灌浆进程的推进均呈先升后降的变化特征。开花至开花15d内,叶绿素含量较高,花后15d急剧下降,到花后36d叶绿素已基本完全降解。栽培模式、不同品种(系)间差异明显。覆草栽培模式叶绿素含量始终较高,地膜覆盖在灌浆前期叶绿素含量明显高于常规栽培,但灌浆后期下降迅速,临近成熟时,叶绿素含量接近于零。抗旱品种陕512明显高于抗旱中等品系cp99(1)和cp02(213)。

表2 不同品种(系)在3种栽培模式下旗叶叶绿素含量的变化(mg/g FW)

Table 2 Changes of chlorophyll content in flag leaves of different cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后天数 Days after anthesis (d)						平均 Average
		1	8	15	22	29	36	
陕512 Shaan512	FC	4.12aA	4.32aA	4.43aA	4.23aA	3.67aA	0.92aA	3.62aA
	FM	3.82bB	4.01bB	4.19bB	3.58bB	2.21bB	0.20cB	3.00bB
	CG	3.71bB	3.87cB	3.92cB	3.39bB	2.30bB	0.50bB	2.95bB
cp99(1)	FC	3.89aA	4.19aA	4.29aA	4.04aA	3.48aA	0.77aA	3.44aA
	FM	3.65bB	3.84bB	3.94bB	3.31bB	2.19bB	0.13cC	2.84bB
	CG	3.57bB	3.61bB	3.65cB	3.08cB	2.11bB	0.45bB	2.75cB
cp02(213)	FC	3.75aA	4.02aA	4.21aA	3.99aA	3.33aA	0.69aA	3.33aA
	FM	3.62bAB	3.88abA	3.90bB	3.27bB	2.06bB	0.15cB	2.81bB
	CG	3.50cB	3.59bB	3.64cC	3.23bB	2.21bB	0.48bAB	2.78bB

2.3 超氧化物歧化酶(SOD)活性变化

由表3可以看出,不同栽培模式下小麦旗叶SOD活性均呈由低到高再降低变化趋势,花后15d达到最大值,之后持续下降。随着生育进程的推进,覆草栽培模式小麦旗叶SOD活性显著高于地膜覆盖和常规栽培;灌浆前期,覆草栽培和地膜覆盖SOD活性显著或极显著高于常规栽培,灌浆后期常规栽培与地膜覆盖无显著差异。从整个灌浆期SOD活性平均值来看,覆草栽培最高,地膜覆盖次之,常规栽培最低。覆草栽培下陕512旗叶SOD活性平均值最高,表明抗旱性强的品种与覆草栽培技术结合能够有效地清除氧自由基,延缓小麦衰老。

表3 不同品种(系)在3种栽培模式下旗叶SOD活性的变化($\mu\text{g FW}$)

Table 3 Changes of SOD activity in flag leaves of different cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后天数 Day after anthesis(d)						平均 Average
		1	8	15	22	29	36	
陕512 Shaan512	FC	1672aA	1898aA	2138aA	1856aA	1421aA	522aA	1585aA
	FM	1532bB	1698bB	1934bB	1643bB	903bB	201cB	1319bB
	CG	1543bB	1575cC	1846cC	1589bB	1036bB	323bB	1319bB
cp99(1)	FC	1534aA	1758aA	1979aA	1643aA	1296aA	469aA	1447aA
	FM	1476bB	1698bB	1796bB	1342cB	645bB	153cC	1185bB
	CG	1471bB	1598cB	1551cC	1487bB	787bB	246bB	1190bB
cp02(213)	FC	1526aA	1643aA	1785aA	1432aA	1023aA	254aA	1277aA
	FM	1446bB	1538bB	1672bB	1236bB	549cC	138cC	1096bB
	CG	1421bB	1490cB	1523cC	1401abA	798bB	165bB	1133bB

2.4 过氧化物酶(POD)活性变化

表4结果表明,不同栽培模式下小麦旗叶POD活性均呈先升后降趋势,花后15d达到最大值,之后逐渐降低。当叶片达到枯黄期,POD活性也将到最低值。栽培模式间比较,覆草栽培与地膜覆盖间的差异在POD活性较高的灌浆前期未达显著水平,而常规栽培极显著低于覆草和地膜覆盖栽培;灌浆后期覆草栽培POD活性均显著高于地膜覆盖和常规栽培,地膜覆盖和常规栽培差异不显著。从整个灌浆期POD活性的平均值看,覆草栽培最高,地膜覆盖次之,常规栽培最低。参试品种(系)间相比,陕512在整个灌浆期POD活性最高。

表4 不同品种(系)在3种栽培模式下旗叶POD活性的变化($\mu\text{g FW}$)

Table 4 Changes of POD activity in flag leaves of different cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后天数 Days after anthesis(d)						平均 Average
		1	8	15	22	29	36	
陕512 Shaan512	FC	389aA	533aA	638aA	536aA	390aA	80aA	428aA
	FM	367bB	497bAB	596bAB	453bB	289bB	32bB	372bB
	CG	386abA	439cB	514cB	375cB	263bB	45bB	337bB
cp99(1)	FC	357abA	503aA	598aA	498aA	365aA	64aA	398aA
	FM	352bB	478bAB	573bAB	419bB	258bB	30cB	352bB
	CG	363aA	420cB	486cB	346cC	232bB	52bAB	317bB
cp02(213)	FC	349abAB	489aA	589aA	487aA	345aA	57aA	386aA
	FM	332cB	467abAB	570bAB	375bB	241bB	28cB	329bB
	CG	356aA	403bB	476cB	321cB	221bB	48abA	304bB

2.5 过氧化氢酶(CAT)活性变化

表5可见,不同栽培模式下小麦旗叶CAT活性变化均呈由低到高,后缓慢下降再急剧下降趋势,花后15d达最大值,之后迅速降低。栽培模式间比较,在整个灌浆期覆草栽培CAT活性显著高于地膜覆盖和常规栽培;灌浆后期地膜覆盖与常规栽培差异达显著水平,花后29d和36d覆草和常规栽培CAT活性极显著高于地

膜覆盖。从整个灌浆期 CAT 活性的平均值看,覆草栽培最高,地膜覆盖次之,常规栽培最低。参试品种(系)间比较发现,整个灌浆期陕 512CAT 活性最高,在地膜覆盖下降解缓慢。表明覆草栽培小麦旗叶中 CAT 可有效消除 H₂O₂的过度积累,减缓膜脂过氧化作用和衰老进程。

表 5 不同品种(系)在 3 种栽培模式下旗叶 CAT 活性的变化(μ/g FW)

Table 5 Changes of CAT activity in flag leaves of different cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后天数 Day after anthesis (d)						平均 Average
		1	8	15	22	29	36	
陕 512 Shaan512	FC	1877bB	2390aA	2786aA	2237aA	1469aA	235aA	1832aA
	FM	1758bB	2168bB	2431bB	1842bB	898cC	94cC	1533bB
	CG	2086aA	2135bB	2158cC	1798bB	1156bB	142bBC	1579bB
cp99(1)	FC	1786bB	2213aA	2516aA	2221aA	1298aA	236aA	1713aA
	FM	1698bB	1978bB	2459abAB	1847bB	812cB	89cC	1481bB
	CG	1906aA	2013bB	2124bB	1654cC	1023bB	123bB	1474bB
cp02(213)	FC	1724bB	2210aA	2415aA	2187aA	1231aA	208aA	1663aA
	FM	1624bB	1899bB	2395abAB	1749bB	725cB	79cC	1412bB
	CG	1908aA	2001bB	2145bB	1594cB	980bB	109bB	1456bB

2.6 丙二醛(MDA)含量变化

表 6 表明,不同栽培模式下,小麦旗叶 MDA 含量随着灌浆进程的推进均持续上升,灌浆前期上升缓慢,后期上升迅速;覆草栽培 MDA 含量积累速率较慢且含量低。栽培模式间比较,花后当天和花后 8d 覆草栽培 MDA 含量显著低于常规栽培,与地膜覆盖差异不显著;花后 15d 至 36d 覆草栽培 MDA 含量极显著低于常规栽培,显著低于地膜覆盖,常规栽培与地膜覆盖间的差异达显著水平,但花后 36d 地膜覆盖显著高于常规栽培。参试品种(系)间陕 512MDA 含量积累速率稍慢且含量低于 cp02(213) 和 cp99(1),且在覆草栽培下 MDA 平均值含量最低。

表 6 不同品种(系)在 3 种栽培模式下旗叶 MDA 含量的变化(mmol/g FW)

Table 6 Changes of MDA content in flag leaves of different cultivars under three planting models

品种 Cultivars	栽培模式 Planting models	花后天数 Day after anthesis (d)						平均 Average
		1	8	15	22	29	36	
陕 512 Shaan512	FC	7.5bA	8.9bB	10.5cB	14.5cC	23.8eC	38.5eC	17.2bB
	FM	7.6bA	9.8bB	12.2bAB	21.5bB	33.8bB	58.6aA	23.9abA
	CG	7.9aA	11.0aA	13.2aA	27.5aA	38.5aA	52.5bB	25.1aA
cp99(1)	FC	8.0bB	10.3bB	12.2bB	15.5cC	26.4bB	42.5cB	19.2bB
	FM	8.2bB	10.4bB	13.0abAB	22.5bB	35.7abA	62.8aA	25.5abAB
	CG	8.5aA	11.0aA	13.2aA	28.5aA	37.8aA	56.5bAB	25.9aA
cp02(213)	FC	8.4bB	10.0bB	11.7bB	16.8cC	28.5bB	43.2cB	19.8bB
	FM	8.9abA	9.8bB	12.8bB	23.2bB	36.4abA	64.3bAB	25.9abAB
	CG	9.2aaA	11.3aA	14.9aA	27.9aA	36.8aA	57.4aA	26.3aA

2.7 不同品种(系)3 种栽培模式下旗叶衰老代谢比较

表 7 表明,不同供试品种(系)的叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性和 MDA 含量存在显著性差异,其中陕 512 的叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性显著高于 cp02(213) 和 cp99(1),MDA 含量显著低于 cp02(213) 和 cp99(1);品系 cp02(213) 和 cp99(1) 间无显著差异。说明陕 512 旗叶衰老缓慢。不同栽培模式下小麦的叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性和 MDA 含量也存在显著性差异。

3 结论与讨论

研究表明,作物的干物质约 95% 左右来自光合积累,叶片的生长发育与衰老决定着光能截获量与转化

率,尤其是旗叶,禾谷类作物籽粒干物质的70%~80%是在抽穗后形成的,其中1/3左右由旗叶供给,因此,作物叶片功能期长短尤其是开花后功能叶的寿命,对作物籽粒的产量有着重要影响^[18,19]。

表7 不同品种(系)和不同栽培模式旗叶衰老代谢的显著性分析

Table 7 Significance analysis of flag Leaf Aging metabolism of different cultivars and planting models

品种和栽培模式 Cultivars and planting models	叶绿素(mg/g FW) Chlorophyll content	超氧化物歧化酶 (μg FW) SOD	过氧化物酶 (μg FW) POD	过氧化氢酶 (μg FW) CAT	丙二醛 (mmol/g FW) MDA
陕512 shaan512	3.19aA	1408aA	379aA	1648aA	22.1bB
cp99(1)	3.01bB	1274bB	356bB	1556bB	23.5abAB
cp02(213)	2.97bB	1169bB	339bB	1510bB	24.0aA
FC	3.46aA	1436aA	403aA	1736aA	18.7bB
FM	2.88bB	1200bB	351bB	1475bB	25.1abAB
CG	2.83bB	1214bB	319bB	1506bB	25.8aA

据报道,覆草栽培对冬小麦生长发育和产量都有影响,覆草栽培下的植株衰老缓慢^[20]。本研究结果表明随着生育进程的推进,3个品种(系)均在不同栽培模式下小麦旗叶衰老特性存在明显差异。栽培模式间相比,覆草栽培条件下叶面积最大,旗叶功能期最长;叶绿素含量始终高于常规栽培(CK)和覆草栽培,后期叶绿素降解缓慢;小麦开花至成熟旗叶 SOD、POD、CAT 活性显著高于常规栽培且下降幅度较小,下降速度较慢;MDA 含量积累速率较慢且含量显著低于常规栽培。由此说明覆草栽培模式有效减少了田间土壤水分蒸发,降低了水分亏缺程度,显著提高了水分利用效率,延缓小麦衰老,与前人研究结果一致。

前人对旱地春小麦的研究表明,地膜覆盖可以增加小麦生长前期耗水量,提高水分利用效率,但在前期水分的过度消耗,会导致小麦需水临界期提前,会影响后期作物的生长和产量的形成,导致产量下降^[21]。本研究表明,小麦灌浆前期地膜覆盖叶面积高于常规栽培,叶绿素含量显著高于常规栽培,旗叶 SOD、POD、CAT 活性显著高于常规栽培,MDA 含量积累较慢较少;在灌浆后期,叶绿素含量较少,降解迅速,叶片衰老速度加快,膜脂过氧化程度加剧;旗叶功能期比常规栽培条件下短。由此说明地膜覆盖栽培模式在一定程度上可以延缓小麦衰老进程,但由于随着小麦生育期的推进地膜覆盖地温升高迅速^[16],导致小麦叶片的膜脂过氧化产物 MDA 含量增加,质膜相对透性增大,植株体内氧自由基含量明显积累。高温胁迫条件下,随着温度的升高,SOD、POD 和 CAT 活性呈下降趋势,MDA 含量呈上升趋势^[14]。高温使小麦叶片的膜脂过氧化产物 MDA 含量增加,质膜相对透性增大,植株体内氧自由基含量明显积累^[22,23]。进行地膜覆盖栽培时可以在小麦生长后期适时揭膜,以延缓叶片衰老进程,促进籽粒灌浆^[24]。

References:

- [1] Liang Q X, Cao G Q, Su M J, et al. Research progress on plant leaf senescence. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 8(22): 282–285.
- [2] Yang S S, Gao J F, Li X J. Leaf senescence in higher plant. Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica, 2001, 21(06): 1271–1277.
- [3] Yue S S, Yu S L. Senescence of flag leaf and root in wheat. Acta Agron Sin, 1996, 22(1): 56–58.
- [4] Feng B L, Gao X L, Wang C F, et al. Leaf senescence and active oxygen metabolism of different-type wheats under drought. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2005, 13(4): 74–76.
- [5] Shen W B, Ye M B, Zhang R X, et al. Changes of ability of scavenging active oxygen during natural senescence of wheat flag leaves. Acta Botanica Sinica, 1997, 39(7): 634–640.
- [6] Wu Z T, Yang D Q. Study on the relation between the destruction of plasma membrane and changes of activity of enzymes during the senescence of detached wheat leaves. Journal of Southwest Agricultural University, 1990, (4): 371–374.
- [7] Leshem Y Y. Oxygen free radicals and plant senescence. What's New in Plant Physiol., 1981, 12: 1–4.
- [8] Li D Q, Zou Q, Cheng B S, et al. Osmotic adjustment and osmotica of wheat cultivars with different drought resistance under soil drought. Acta Photophysiologica Sinica, 1992, 18(1): 37–44.
- [9] Chen Q E. Mulching agriculture using thin plastic film in China. Engineering Science, 2002, 4(4): 12–17.

- [10] Hu F, Jiang Y B. Study on water saving techniques of agriculture in semihumid and liable to drought region. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 1998, (1) : 76 – 80.
- [11] Huo Z G, Bai Y M, Wen M, et al. The experimental research on water stress effects on growth and development of winter wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(09) : 1527 – 1535.
- [12] Hou L T, Jiang X D, Han B, et al. Effects of different mulching treatments on the gas exchange parameters and water use efficiency of winter wheat. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2006, 22(9) : 58 – 63.
- [13] Gao J F. Experimental technique for plant physiology. Xi'an: World Books Publishing Company, 2000. 101 – 103.
- [14] Su Z S, Zhang X Z. Comparison of several methods measuring chlorophyll content in plant. *Plant Physiol Commun Plant Physiol Commun*, 1989, (5) : 77 – 78.
- [15] Wang A G, Luo G H, Shao C B. A study on the superoxide dismutase of soybean seeds. *Acta Photophysiologica Sinica*, 1983, 9(1) : 75 – 77.
- [16] Stellmach B. Qian J Y trans. Determination of enzyme. Beijing: China Light Industry Press, 1992. 186 – 194.
- [17] Health R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *J Arch Biochem Biophys*, 1968, 125 : 189 – 198.
- [18] Feller U. Proteolytic enzymes in relation to leaf senescence. In: Dalling M T. *Plant Proteolytic Enzymes Vo12*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1986. 49 – 84.
- [19] Niu Y C, Yao T M, An J P, et al. Effect of mulch with plastic film on senescence progress of winter wheat. *Acta Critical Crops*, 2004, (03) : 90 – 92.
- [20] Zhao L, Fan Y N, Li S Q, et al. Effect of nitrogen and planting modes on the colony characteristic of winter wheat in sub-humid farmland ecosystem. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2007, (12) : 143 – 158.
- [21] Qu J D, Gao Y H, Niu J Y, et al. Effect of nitrogen application stage on the index of leave senescence for spring wheat mulched with plastic films. *Journal of Triticeae Crops*, 2007, (02) : 323 – 326.
- [22] Li S Q, Li F M, Song Q H, et al. Effects of plastic film mulching periods on the soil nitrogen availability in semiarid areas. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(09) : 1519 – 1526.
- [23] Guo T C, Wang C Y, Zhu Y J, et al. Effects of high temperature on the senescence of root and top-partial of wheat plant in the later stage. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(6) : 957 – 962.
- [24] Yu H, Feng B L. Leaf aging and reactive oxygen species metabolism of winter wheat in different cultivation modes. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(10) : 1729 – 1732.

参考文献:

- [1] 梁秋霞,曹刚强,苏明杰,等.植物叶片衰老研究进展. *中国农学通报*, 2006, 8(22) : 282 ~ 285.
- [2] 杨淑慎,高俊凤,李学俊.高等植物叶片的衰老. *西北植物学报*, 2001, 21(06) : 1271 ~ 1277.
- [4] 冯佰利,高小丽,王长发,等.干旱条件下不同温型小麦叶片衰老与活性氧代谢特性的研究. *中国生态农业学报*, 2005, 13(4) : 74 ~ 76.
- [5] 沈文飚,叶茂炳,张荣锐,等.小麦旗叶自然衰老过程中清除活性氧能力的变化. *植物学报*, 1997, 39(7) : 634 ~ 640.
- [6] 伍泽堂,杨大旗.离体小麦叶片衰老过程中酶活性与质膜破坏关系的研究. *西南农业大学学报*, 1990, (4) : 371 ~ 374.
- [8] 李德全,邹琦,程炳高,等.土壤干旱下不同抗旱性小麦品种的渗透调节和渗透调节物质. *植物生理学报*, 1992, 18 (1) : 37 ~ 44.
- [9] 陈奇恩.中国塑料膜覆盖农业. *中国工程科学*, 2002, 4(4) : 12 ~ 17.
- [10] 胡芬,姜雁.半湿润易旱区农业节水技术研究. *农业工程学报*, 1998, (1) : 76 ~ 80.
- [11] 霍治国,白月明,温民,等.水分胁迫效应对冬小麦生长发育影响的试验研究. *生态学报*, 2001, 21(09) : 1527 ~ 1535.
- [12] 侯连涛,江晓东,韩宾,等.不同覆盖处理对冬小麦气体交换参数及水分利用效率的影响. *农业工程学报*, 2006, 22(9) : 58 ~ 63.
- [13] 高俊凤.植物生理学实验技术. 西安:世界图书出版社, 2000. 101 ~ 103.
- [14] 苏正淑,张宪政.几种测定植物叶绿素含量的方法比较. *植物生理学通讯*, 1989, (5) : 77 ~ 78.
- [15] 王爱国,罗广华,邵从本.大豆种子超氧化物歧化酶的研究. *植物生理学报*, 1983, 9(1) : 75 ~ 77.
- [16] 施特尔马赫 B,钱嘉渊译.酶的测定方法. 北京:中国轻工业出版社, 1992. 186 ~ 194.
- [19] 牛一川,姚明安,建平,等.地膜覆盖栽培对冬小麦衰老进程的影响. *麦类作物学报*, 2004, (03) : 90 ~ 92.
- [20] 赵琳,范亚宁,李世清,等.施氮和不同栽培模式对半湿润农田生态系统冬小麦群体特征的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2007, (12) : 143 ~ 158.
- [21] 曲建东,高玉红,牛俊义,等.施氮时期对地膜春小麦叶片衰老的影响. *麦类作物学报*, 2007, (02) : 323 ~ 326.
- [22] 李世清,李凤民,宋秋华,等.半干旱地区不同地膜覆盖时期对土壤氮素有效性的影响. *生态学报*, 2001, 21(09) : 1519 ~ 1526.
- [23] 郭天财,王晨阳,朱云集,等.后期高温对冬小麦根系及地上部衰老的影响. *作物学报*, 1998, 24(6) : 957 ~ 962.
- [24] 鱼欢,冯佰利.不同栽培模式下冬小麦叶片衰老与活性氧代谢研究. *作物学报*, 2007, 33(10) : 1729 ~ 1732.