生 态 学 报 2010,30(17):4756—4764
Acta Ecologica Sinica

花后盐与渍水逆境对小麦植株钾钠吸收和籽粒淀粉积累的影响

郑春芳[1,2],姜 东[1,*],蔡 剑[1],戴廷波[1],曹卫星[1]
(1. 南京农业大学农业部南方作物生理生态重点开放实验室/江苏省信息农业高技术研究重点实验室,江苏南京 210095;
2. 浙江省海洋水产养殖研究所,浙江温州 325005)

摘要:以扬麦 12 和淮麦 17 为材料,研究花后渍水、盐胁迫及盐渍逆境条件对离子平衡、小麦籽粒淀粉及营养器官碳氮代谢的影响。结果表明,盐胁迫和盐渍处理下,小麦叶片和茎鞘 Na^+ 含量快速上升,K^+ 含量相对下降,K^+/Na^+ 比快速下降,导致离子平衡失调和 Na^+ 离子毒害;花后渍水、盐胁迫及盐渍处理降低了籽粒总糖、蔗糖、游离氨基酸含量及花前营养器官可溶性总糖转运量和转运率,从而抑制籽粒灌浆,导致籽粒干物质积累下降,淀粉含量降低,尤以盐胁迫和盐渍处理更为严重;盐胁迫和盐渍处理对淮麦 17 的抑制作用大于扬麦 12,其中盐胁迫和盐渍处理导致成熟期淮麦 17 籽粒重分别下降 60.3% 和 61.1%,而扬麦 12 下降 46.6% 和 43.7%;此外,盐胁迫对扬麦 12 影响大于盐渍处理,而盐渍处理对淮麦 17 影响大于盐胁迫处理。

关键词:冬小麦;盐渍;K^+/Na^+ 平衡;淀粉;蛋白质

Post-anthesis salinity and waterlogging and their combination affect uptake of potassium and sodium ions and starch accumulation in grain of wheat

ZHENG Chunfang[1,2], JIANG Dong[1,*], CAI Jian[1], DAI Tingbo[1], CAO Weixing[1]
1 *Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology in Southern China, Ministry of Agriculture / Hi-Tech Key Laboratory of Information Agriculture of Jiangsu Province, Nanjing Agricultural University, Nanjing* 210095, *China*
2 *Zhejiang Mariculture Research Institute*; *Zhejiang Wenzhou* 325000, *China*

Abstract: Wheat cultivars Yangmai 12 and Huaimai 17 were selected to investigate the effects of post-anthesis salt application (ST), waterlogging (WL) or both (SW) on the absorption of K^+ and Na^+ ions, grain dry matter accumulation, as well as on redistribution of sugars and of amino acids. Contents of Na^+ in leaves and stems and sheaths increased rapidly, while contents of K^+ and the ratio of K^+/Na^+ decreased under the ST and SW treatments. This led to an ion imbalance between K^+ and Na^+ in wheat vegetative organs. WL, ST and SW reduced the contents of total soluble sugars, sucrose and of free amino acids in the grains. In stressed plants, both the rates of remobilization of total soluble sugar and of 'pre-anthesis' stored total soluble sugars of in vegetative organs were reduced. Consequently, grain filling was inhibited, and grain weight and starch content reduced. The impacts on these traits were much more severe under ST and SW treatments than in the control and WL treatments. SW and ST showed more severe impacts in Huaimai 17 than Yangmai 12, where grain weight was reduced by 60.3% and 61.1% in Huaimai 17, and by 46.6% and 43.7% in Yangmai 12, respectively. In addition, Yangmai 12 was more sensitive to ST than to the SW treatment, while Huaimai 17 was more sensitive to SW than ST conditions.

Key Words: winter wheat; salt and waterlogging; ion balance between K^+ and Na^+; starch; protein

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30671216,30700483,30971734);江苏省自然科学基金(BK2008329);教育部新世纪优秀人才资助计划(06-0493);现代农业产业技术体系建设专项资金(nycytx-03);江苏省粮丰工程项目(BE2009426)

收稿日期:2009-06-25; **修订日期**:2009-12-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiangd@ njau. edu. cn

世界盐渍土约占总农田面积的四分之一到三分之二,在我国约占耕地面积的 20%[1]。随全球气候变化,海水入侵等现象将加重[2],而不合理灌溉和耕作等也造成大量良田次生盐渍化[3]。因此,盐胁迫和渍水及盐渍双重胁迫已成为限制小麦等作物产量提高的重要因素[4-5]。

较强的功能叶碳氮代谢能力和所形成的光合产物向库端高效运输和分配是作物高产的重要基础[6]。单一渍水或盐胁迫状况下,小麦生育后期叶片光合功能不可逆转地迅速下降,生理代谢功能失调,产量和品质劣变[7-8]。植株可溶性糖与游离氨基酸含量及糖/氮比是反映小麦碳氮营养的重要诊断指标[9],而营养器官可溶性总糖和游离氨基酸含量还与小麦籽粒淀粉和蛋白质含量极显著相关[10],花前营养器官贮存碳/氮的转运也是决定小麦籽粒产量和品质重要因素[11-12]。此外,由于 Na^+ 和 K^+ 水合离子半径相似,因此盐胁迫下过多 Na^+ 会影响 K^+ 的正常吸收,K^+/Na^+ 比失调,并造成离子毒害,严重影响作物的生长、产量和品质[13-14]。但花后盐渍对小麦营养器官糖氮营养与转运、K^+/Na^+ 平衡的影响研究不够深入。本试验在盆栽条件下,探讨花后渍水、盐胁迫和盐渍对小麦植株可溶性糖和游离氨基酸含量与及其转运、K^+/Na^+ 平衡等的影响,以期进一步揭示小麦抗渍耐盐机理,并为小麦抗盐渍栽培技术提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验于 2006—2008 年在南京农业大学卫岗试验站进行。供试小麦品种为淮麦 17 和扬麦 12,供试土壤为黄棕壤,土壤养分含量为:有机质 12.1g kg^{-1}、全氮 1.3 g kg^{-1}、速效氮 29.2mg kg^{-1}、速效磷 29.5 mg kg^{-1},速效钾 72.3 mg kg^{-1}。自然风干土过筛后与肥料充分混匀,装入高 22 cm,直径 25 cm 的塑料桶,每桶 7.5 kg。每桶施用全 N 1.2 g、P_2O_5 0.36 g 和 K_2O 0.9 g,每桶留苗 7 株。试验共设 4 个处理:对照(相当于田间持水量的 70%—80%,CT)、盐胁迫(土壤含盐为 0.45% NaCl,ST)、渍水(保持 1—2 cm 的水层,WL)和盐渍胁迫(0.45% NaCl + 渍水,SW)。处理从花后 7d 开始,渍水和盐渍处理 5d 后,把水倒出收集,经浓缩后再倒回原盆中,以保持养分或盐不丢失。试验为随机区组设计,3 次重复。

1.2　测定项目与方法

开花期选择开花、大小均匀的穗子挂牌标记,于花后 7、14、21、28、35、42d 取样。按叶、茎鞘、籽粒等器官分样,105℃杀青 30 min,80℃下烘干至恒重。

可溶性总糖采用蒽酮比色法[15],间苯二酚法测定蔗糖含量[16],茚三酮比色法测定游离氨基酸含量[17]。蛋白质含量采用半微量凯氏定氮法[18],以含氮量乘以 5.7 计算籽粒蛋白质含量。总淀粉含量的测定采用旋光法[18]。Na^+、K^+ 含量测定采用原子吸收法。花前营养器官可溶性总糖输出量和对籽粒贡献率的计算参照牟会荣等[12]的方法:花前可溶性总糖输出量(mg 茎$^{-1}$) = 开花期植株器官可溶性总糖量 - 成熟期植株器官可溶性总糖积累量;花前可溶性总糖转运率(%) = 花前可溶性总糖输出量/开花期植株器官可溶 ×100%;花前可溶性总糖输出量对淀粉积累量的贡献率(%) = 花前可溶性总糖输出量/成熟期籽粒淀粉产量 ×100%。

1.3　数据处理

采用 SPSS 软件对试验数据进行方差分析和显著性测验。2a 试验结果趋势基本一致,因此本文主要列出 2007—2008 年度数据。

2　结果与分析

2.1　花后盐渍逆境对小麦叶片和茎鞘 K^+、Na^+ 含量及 K^+/Na^+ 比动态变化的影响

与对照相比,渍水降低了小麦叶片 K^+ 含量,但处理间差异不显著(图 1)。在盐胁迫和盐渍处理下,K^+ 含量从花后 7—14d 开始下降,并在花后 14d 至成熟显著低于对照($P<0.05$),并以淮麦 17 降低幅度明显。盐渍处理下扬麦 12 叶片 K^+ 含量高于盐胁迫处理,而淮麦 17 则为盐渍处理低于盐胁迫处理,但两品种盐胁迫和盐渍处理间的差异均未达到显著水平。随着灌浆进程,盐胁迫和盐渍下小麦旗叶 Na^+ 含量快速上升,显著高于对照和渍水处理($P<0.05$),导致叶片 K^+/Na^+ 比显著降低。随灌浆进程,对照和渍水处理旗叶 K^+/Na^+ 比也呈下降趋势,但显著高于盐胁迫和盐渍处理。

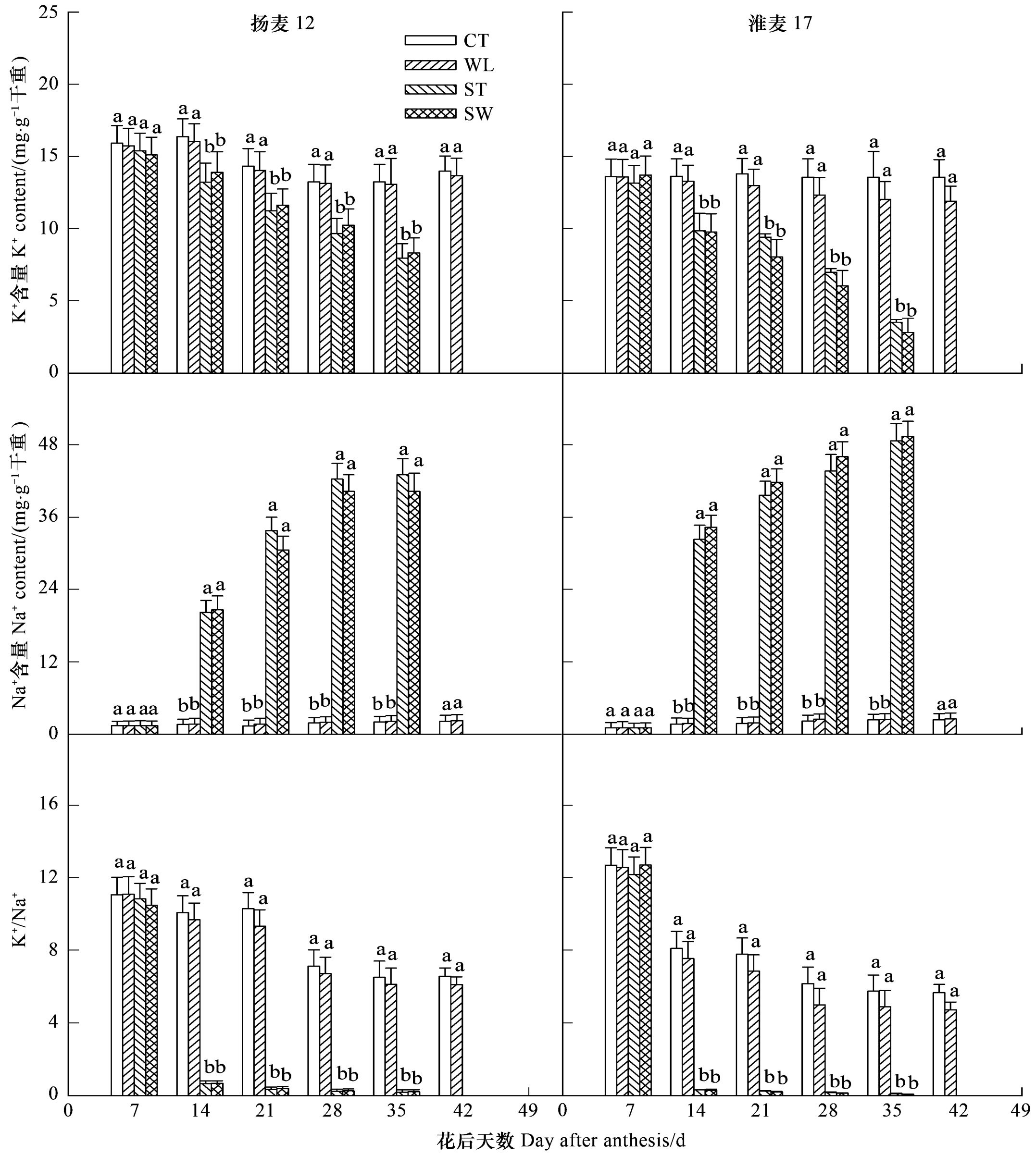

图 1 花后盐渍逆境对小麦旗叶 Na^+、K^+ 含量及 K^+/Na^+ 比的影响

Fig. 1 Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on contents of Na^+, K^+ and ratio of K^+ to Na^+ in wheat flag leaves

渍水和对照处理小麦茎鞘 K^+ 含量在整个灌浆期内呈先增后降的趋势，但处理间无显著差异（图 2）。盐胁迫和盐渍处理下，K^+ 含量显著下降（$P<0.05$），而两处理间没有显著差异。品种间相比，同一逆境处理下淮麦 17 降低幅度较大于扬麦 12。盐胁迫和盐渍处理显著提高了小麦茎鞘 Na^+ 含量（$P<0.05$），并仍以淮麦 17 的提高幅度明显。茎鞘 K^+/Na^+ 比变化趋势与叶片相近，表明盐和盐渍处理导致小麦茎鞘离子失衡，尤以淮麦 17 受影响更为显著。

2.2 花后盐渍逆境对小麦花前营养器官碳水化合物转运的影响

渍水、盐胁迫和盐渍处理均抑制了小麦花前营养器官可溶性总糖转运量和转运率，但提高了花前营养器官可溶性总糖转运量对籽粒淀粉产量的贡献率（表 1）。其中，渍水处理下扬麦 12 花前营养器官可溶性总糖转运量和转运率与对照处理未达到显著水平，而淮麦 17 显著低于对照；盐胁迫和盐渍处理显著降低了可溶性总糖转运量和转运率。渍水下淮麦 17 茎鞘与营养器官花前可溶性总糖对籽粒淀粉产量的贡献率显著高于对

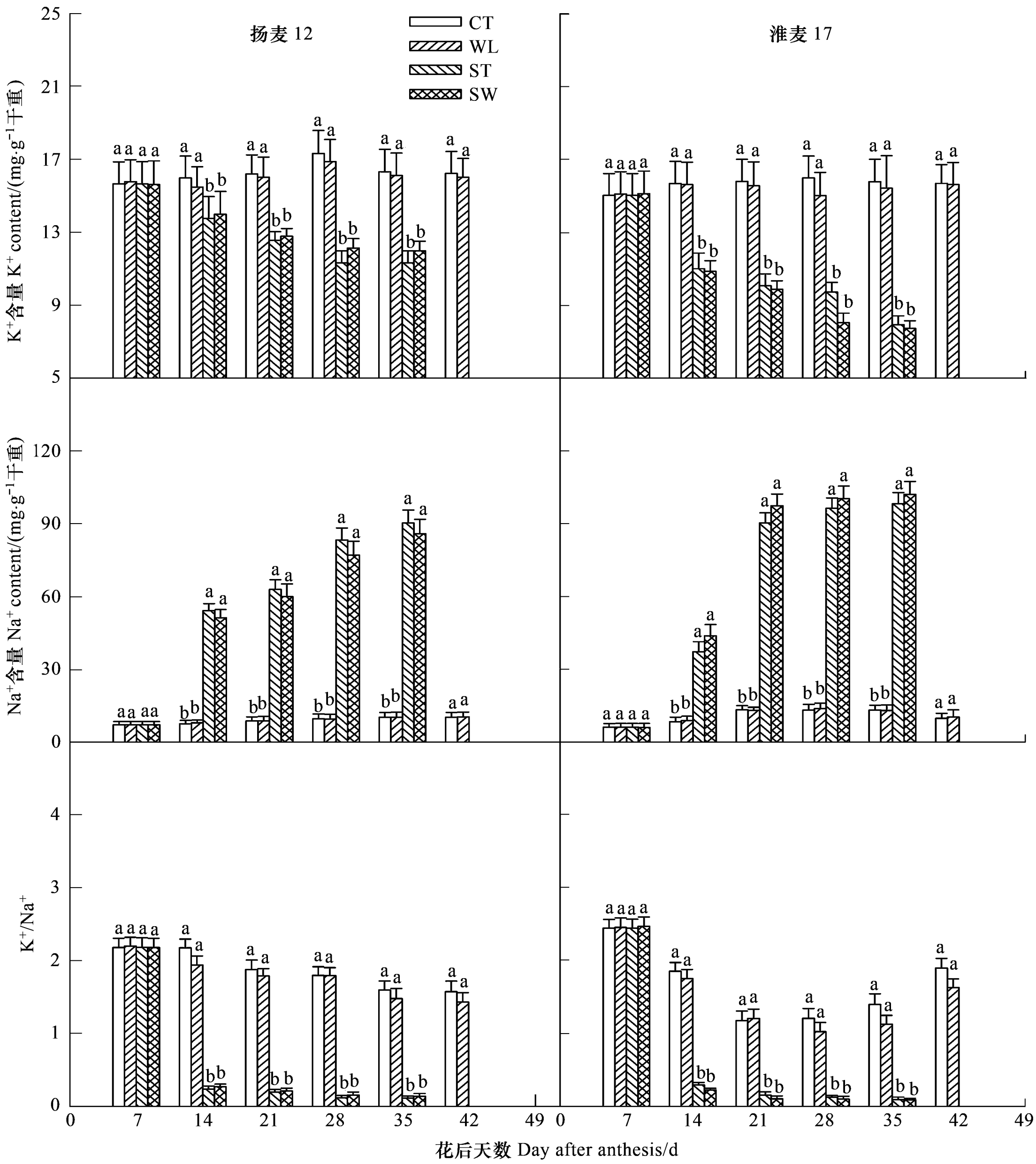

图 2　花后盐渍逆境对小麦茎鞘 Na^+、K^+ 含量及 K^+/Na^+ 比的影响

Fig. 2　Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on contents of Na^+, K^+ and ratio of K^+ to Na^+ in stems and sheaths of wheat

照,而扬麦 12 营养器官可溶性总糖转运对籽粒淀粉产量的贡献率渍水与对照间差异不显著。盐胁迫和盐渍处理下花前营养可溶性总糖转运量对籽粒淀粉产量的贡献率显著高于对照和渍水处理。可见,渍水、盐害与盐渍逆境下,应促进营养器官再转运可溶性总糖对淀粉的贡献。

2.3　花后盐渍逆境对小麦籽粒可溶性总糖和蔗糖含量的影响

小麦籽粒可溶性总糖和蔗糖含量均随灌浆进程迅速下降(图 3)。与对照相比,渍水处理下扬麦 12 籽粒可溶性总糖与蔗糖含量在灌浆早期下降较快,而后期变化不明显,渍水处理下淮麦 17 籽粒可溶性总糖与蔗糖含量与对照间差异不显著;盐胁迫和盐渍处理均显著降低了籽粒可溶性总糖与蔗糖含量($P<0.05$),且以盐胁迫的效应更加明显,但盐胁迫和盐渍处理间差异未达到显著水平。

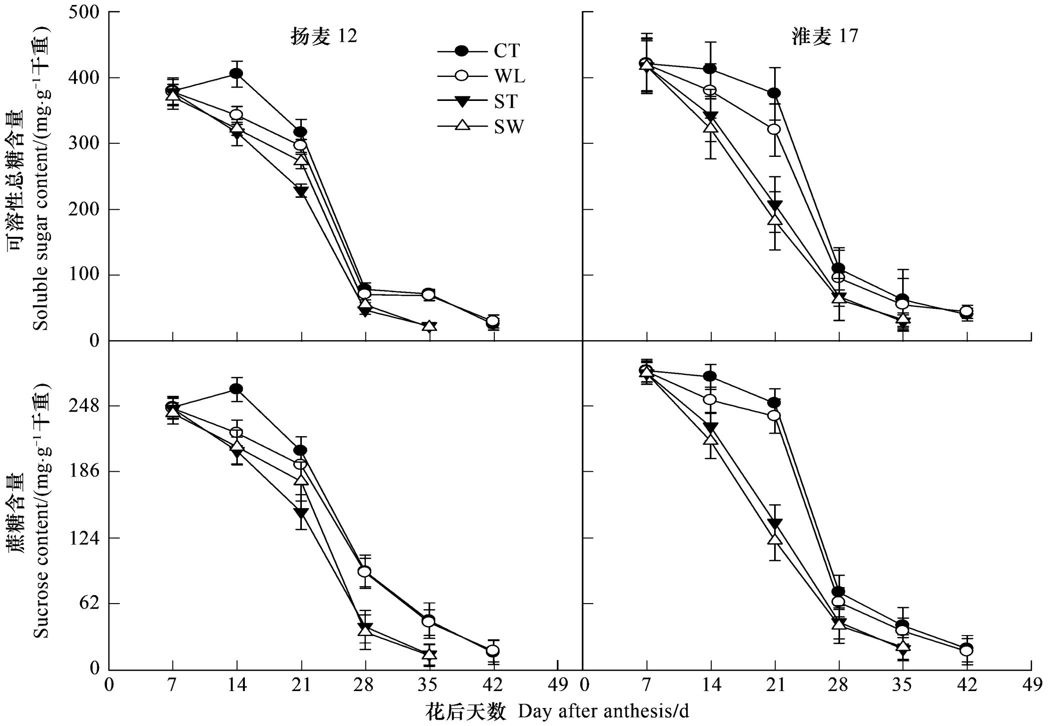

图 3 花后盐渍逆境对小麦籽粒可溶性总糖和蔗糖含量的影响

Fig. 3 Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on soluble sugar and sucrose contents in grains of wheat

2.4 花后盐渍逆境对小麦籽粒游离氨基酸和糖/氨比的影响

籽粒游离氨基酸含量从开花到成熟呈一直下降的趋势,花后 14d 处理间籽粒游离氨基酸含量开始出现差异(图 4)。渍水处理下籽粒游离氨基酸含量与对照差异不显著,盐胁迫和盐渍处理则显著降低了其含量($P<0.05$)。花后 7—28d 小麦籽粒糖/氨比呈先升后降的趋势,花后 35d 又开始上升(图 4)。与对照相比,渍水、盐胁迫及盐渍处理均降低了籽粒糖/氨比,且对淮麦 17 影响更为明显。

表 1 花后盐渍逆境条件对小麦花前营养器官可溶性总糖转运量及其对籽粒淀粉产量贡献率的影响

Table 1 Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on redistribution amount of pre-stored total soluble sugars in vegetative organs to grain and its contribution to grain starch yield

品种 Cultivar	处理 Treatment	茎+鞘 Stem and sheath			叶 Leaf			总 Total		
		SRQ /(mg 茎$^{-1}$)	SRR /%	PSGS /%	SRQ /(mg 茎$^{-1}$)	SRR /%	PSGS /%	SRQ /(mg 茎$^{-1}$)	SRR /%	PSGS /%
扬麦 12	CT	193.6b	84.9a	16.1c	15.1ab	53.6ab	1.3c	208.2c	81.5a	17.8c
Yangmai 12	WL	190.6b	83.8a	16.9c	14.9ab	52.9b	1.3c	205.5c	80.4a	19.9c
	ST	162.9d	71.7b	23.0a	10.7b	38.1d	1.7b	173.6e	67.9c	22.3b
	SW	165.7d	72.9c	22.4ab	10.3b	36.6d	1.5bc	176.1e	68.9c	21.5b
淮麦 17	CT	211.1a	80.9a	15.8c	17.7a	56.7a	1.4bc	228.8a	74.9b	18.5c
Huaimai 17	WL	195.9b	75.1b	20.2b	14.8b	49.0b	1.6bc	215.8b	70.7c	22.0b
	ST	171.5c	65.8c	25.2a	13.9b	44.7c	2.1a	185.4d	60.7d	26.1a
	SW	171.1c	65.6c	25.5a	13.2b	42.3c	2.1a	184.3d	60.3d	26.4a

SRQ:可溶性糖转运量,SRR:可溶性糖转运率,PSGS:可溶性糖转运量对籽粒淀粉产量的贡献率;同列内不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),CT:对照;WL:渍水;ST:盐害;SW:盐渍

2.5 花后盐渍逆境对小麦籽粒淀粉和蛋白质含量的影响

盐渍和盐胁迫处理缩短了小麦籽粒灌浆持续期,导致淀粉含量在花后第 21 天开始显著低于对照和渍水处理($P<0.05$),而渍水处理仅降低籽粒淀粉含量,未影响灌浆持续期(图 5)。扬麦 12 籽粒淀粉含量在花后

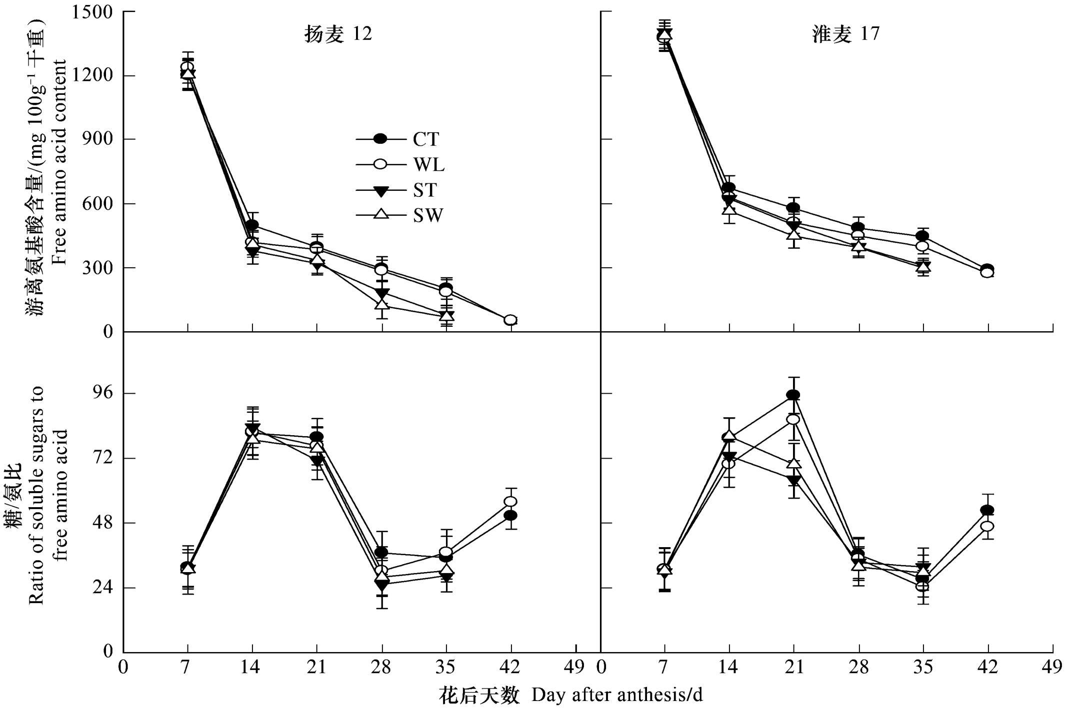

图4　花后盐渍逆境对小麦籽粒游离氨基酸含量和糖/氨比的影响

Fig. 4　Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on free amino acid content and ratio of sugars to amino acids in grains of wheat

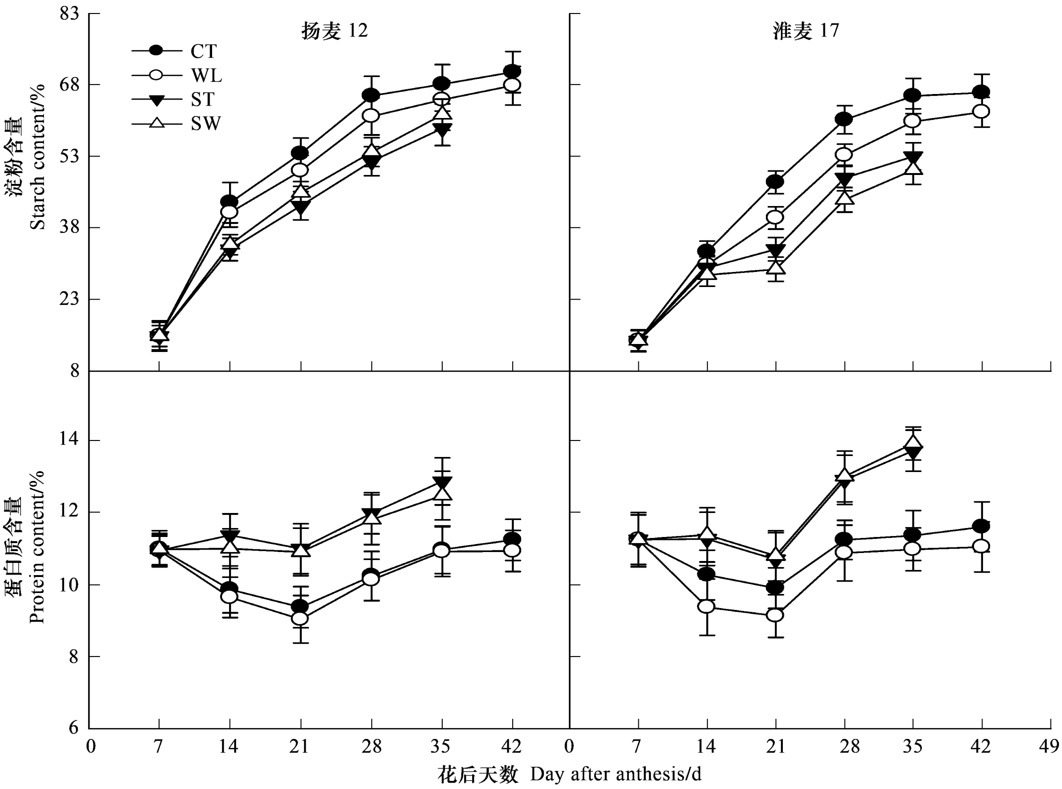

图5　花后盐渍逆境对小麦籽粒淀粉和蛋白质含量的影响

Fig. 5　Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on contents of protein and starch in wheat grain

14d 就开始显著低于对照和渍水($P<0.05$),表现为对照 > 渍水 > 盐渍 > 盐胁迫。淮麦 17 籽粒淀粉含量在 21 天开始显著低于对照和渍水($P<0.05$),表现为对照 > 渍水 > 盐胁迫 > 盐渍,且渍水和对照间无显著差异。

渍水处理下小麦籽粒蛋白质含量低于对照,且淮麦 17 渍水与对照处理达显著水平($P<0.05$)。盐胁迫和盐渍处理下小麦籽粒蛋白质含量均显著高于对照和渍水处理($P<0.05$),但盐胁迫与盐渍处理间差异不显著。各逆境处理对淮麦 17 籽粒蛋白质和淀粉含量的影响大于扬麦 12,表明淮麦 17 对逆境胁迫的反应较扬麦 12 更敏感。

2.6 花后盐渍逆境对小麦籽粒增重和灌浆速率的影响

扬麦 12 对照和渍水处理下灌浆速率高峰出现在花后 28d,而盐胁迫和盐渍处理高峰期出现在花后 21d,但峰值低于对照和渍水处理,灌浆后期灌浆速率更低(图 6)。盐胁迫和盐渍处理间籽粒灌浆速率差异不显著。与对照相比较,渍水降低了小麦籽粒干重,且淮麦 17 降低的幅度更大(图 6);与对照和渍水处理相比,盐胁迫和盐渍处理显著降低了小麦籽粒干重($P<0.05$),但盐胁迫和盐渍处理间无显著差异。

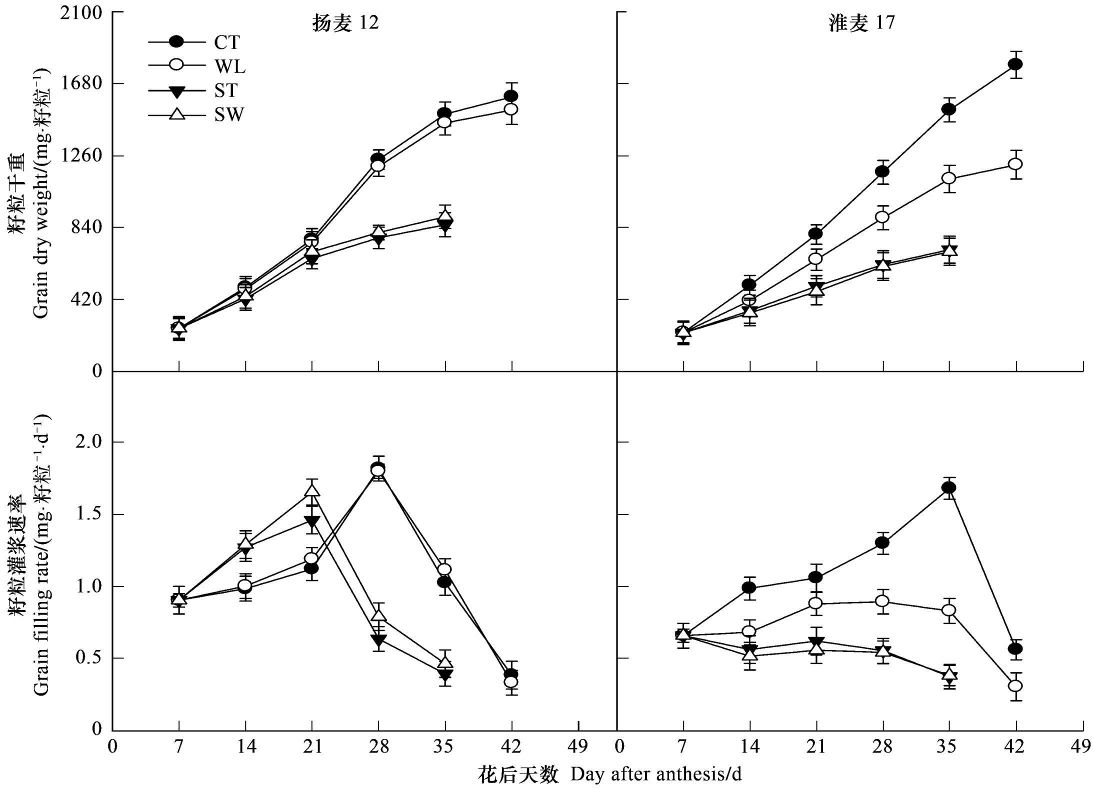

图 6 花后盐渍逆境对小麦籽粒干重和灌浆速率的影响

Fig. 6 Effects of post-anthesis salinity and waterlogging and their combination on changes in grain dry weight and grain filling rate of wheat

3 讨论

K^+/Na^+ 比是反映植物细胞内离子平衡和离子伤害症状的重要指标[19],K^+/Na^+ 比显著降低导致盐胁迫下小麦叶片光合能力下降,最终降低了小麦产量[8]。本研究发现,盐胁迫和盐渍处理下小麦叶片和茎鞘 Na^+ 含量随着灌浆进程快速上升,而 K^+ 含量迅速下降,导致了 K^+/Na^+ 比显著降低。因此,本研究中盐和盐渍处理下 Na^+ 离子大量进入植株,导致离子毒害和 K^+/Na^+ 离子失衡,从而影响植株碳氮转运与籽粒淀粉积累,粒重下降。

小麦籽粒可溶性糖含量与淀粉积累关系密切[20],渍水可显著降低籽粒可溶性总糖,导致淀粉产量和产量降低[21]。前期的研究也发现渍水、盐胁迫和盐渍处理下扬麦 12 籽粒产量分别降低 10.7%、64.9%、57.9%,

淮麦 17 分别降低 36.9%、72.5%、77.4%[22]。本研究中,渍水、盐胁迫和盐渍处理降低了营养器官和籽粒可溶性糖、蔗糖含量、糖/氨比,最终影响籽粒灌浆速率、淀粉含量和籽粒干重,其中盐胁迫和盐渍处理的影响较对照和渍水处理显著。

小麦籽粒灌浆物质来自于花后绿色器官生产光合产物的直接转运和开花前营养器官贮存光合产物的再转运。高产小麦贮藏物质对籽粒重的贡献达 18.2%—30.4%[23]。本研究发现,渍水尽管一定程度上提高了花前营养器官转运可溶性总糖对籽粒淀粉产量的贡献率,但其花前可溶性总糖转运量低于对照,表明渍水下小麦开花前营养器官贮存的同化物降低;而盐胁迫和盐渍逆境下,小麦花前营养器官可溶性总糖转运量和转运率均显著下降,且不足以弥补再转运可溶性总糖对淀粉产量的贡献率。此外,花前营养器官可溶性总糖转运量对籽粒淀粉产量的贡献率均以盐胁迫和盐渍逆境处理最高,渍水次之,对照最低;盐胁迫、盐渍和渍水逆境显著降低花后叶片光合作用[24]。这表明可通过提高花前贮存物质对籽粒淀粉积累的贡献率,缓减本研究中逆境对籽粒产量的不利影响。

作为蛋白质合成底物,营养器官和籽粒游离氨基酸含量影响着籽粒蛋白质合成[25]。盐胁迫或花后渍水降低小麦旗叶总氮和游离氨基酸含量,导致小麦籽粒蛋白质产量降低,但籽粒蛋白质含量升高[26-27]。本试验结果也表明,各逆境处理降低了籽粒游离氨基酸含量和糖/氨比,抑制籽粒蛋白质的合成,但渍水下小麦籽粒蛋白质含量降低,而盐胁迫和盐渍处理下籽粒蛋白质含量提高。

此外,本研究中盐胁迫对扬麦 12 影响大于盐渍处理,而盐渍处理对淮麦 17 影响大于盐胁迫处理。在盐胁迫和盐渍处理下,淮麦 17 叶片和茎鞘 Na^+ 含量上升幅度和 K^+ 下降幅度均显著高于扬麦 12,而籽粒可溶性含量、再转运可溶性糖量下降幅度也高于扬麦 12,其再转运可溶性总糖对籽粒淀粉的贡献率在各个逆境下则均低于扬麦 12。因此,本研究中扬麦 12 对盐胁迫和盐渍的抗性强于淮麦 17,这与淮麦 17 在盐胁迫和盐渍下 K^+/Na^+ 平衡失调更严重、而小麦营养器官贮存糖的再转运下降更显著有关。

References:

[1] Zhu J K. Plant salt tolerance. Trends in Plant Science, 2001, 6: 66-71.

[2] Climate Change 2007: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

[3] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell & Environment, 2002, 25: 239-250.

[4] Tan W, Liu J, Dai T, Jing Q, Cao W, Jiang D. Alterations in photosynthesis and antioxidant enzyme activity in winter wheat subjected to post-anthesis water-logging. Photosynthetica, 2008, 46: 21-27.

[5] Saqib M, Akhtar J, Qureshi R H. Pot study on wheat growth in saline and waterlogged compacted soil Ⅰ. Grain yield and yield components. Soil & Tillage Research, 2004, 77: 169-177.

[6] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y, Ohya T. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. Plant and Cell Physiology, 1989, 30 (6): 833-839.

[7] Xie Z J, Jiang D, Cao W X, Dai T, Jing Q. Effects of plant growth regulation substances on photosynthetic characteristics and assimilates transportation in winter wheat under post-anthesis drought and waterlogging. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(10): 1047-1052.

[8] Zheng Y, Wang Z, Sun X, Higher salinity tolerance cultivars of winter wheat relieved senescence at reproductive stage. Environmental and Experimental Botany, 2008, 62: 129-138.

[9] Zhu X K, Yan L L, Guo W S, Feng C N, Peng Y X. Carbon-nitrogen characteristics of super-high yielding wheat after rice in Huaibei region. Journal of Triticeae Crops, 2002, 22 (1): 51-55.

[10] Li Y J, Xiong Y, Lü Q, Chen M C, Luo B S. Studies on the dynamic changes of soluble sugar contents in leaf, stem and grain in different winter wheat and the relationship with grain starch contents. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38 (11): 2219-s

[11] Ma D H, Wang Y F, Zhao C X, Lin Q. Effects of nitrogen fertilizer rate and post-anthesis soil water content on characteristics of nitrogen metabolism and grain protein content in wheat. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14 (6): 1035-1041.

[12] Mu H R, Jiang D, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effects of shading on wheat grain starch quality and redisitribution of pre-anthesis stored nonstructural carbohydrates. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20 (4): 805-810.

[13] Flowers T J, Troke P F, Yeo A R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. Annual Review of Plant Physiology, 1977, 28: 89-121.

[14] Gu Y F, Ding S Y, Li T T, Wang X, Li J J, Zhang L X. Effects of saline stress on dry matter partitioning and ecophysiological characteristics of winter wheat seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (2): 840-845.

[15] Fales F W. The assimilation and degradation of carbohydrates by yeast cells. Journal Biological Chemistry, 1951, 193: 113-124.
[16] Zhang Z L, Qu W J. Experimental Manual on Plant Physiology. Third ed. Beijing: Higher Education Press, 2003: 127-132.
[17] Li H S. Experimental Principle andTechnique for PlantPhysiology and Biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2000: 192-195.
[18] Shanghai Society of Plant Physiology. Modern Experimental Manual on Plant Physiology. Beijing: Science and Technology Press, 1999: 131, 133-134.
[19] Maathuis F J M, Amtmann A. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios. Annals of Botany, 1999, 84: 123-133.
[20] Liu X B, Li W X, Zhang Z X. Studies on the accumulation of grain starch and protein during grain filling in spring wheat. Journal of Northeast Agricultural University, 1995, 26 (3): 220-225.
[21] Fan X M, Jiang D, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effects of nitrogen supply on flag leaf photosynthesis and grain starch accumulation of wheat from its anthesis to maturity under drought or waterlogging. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16 (10): 1883-1888.
[22] Zheng C F, Jiang D, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effects of post-anthesis salt and waterlogging and their combination on yield and accumulation and components of protein and starch in wheat grain. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20 (10): 2391-2398.
[23] Jiang D, Yu Z W, Li Y G, Yu S L, Kong L J. Accumulation and redistribution of temporal reserves in vegetative organs and its contribution to grain weight in high yield winter wheat. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29 (1): 31-36.
[24] Zheng C, Jiang D, Liu F, Dai T, Jing Q, Cao W. Effects of salt and waterlogging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat. Plant Science, 2009, 176: 575-582.
[25] Wang Y F, Yu Z W, Li S X, Yu S L. Effect of soil fertility on change of free amino acid content and protein content in different organs. Journal of Triticeae Crops, 2003, 23 (1): 41-43.
[26] Fan X M, Jiang D, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effects of nitrogen supply on nitrogen metabolism and grain protein accumulation of wheat under different water treatment. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25 (2): 149-154.
[27] Shen Y X, Wang A M, Li H S, Feng G N. Effects of salt stress on the population quality, yield and protein content in wheat cultivar Ningyan. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36 (4): 14866-14868.

参考文献:

[7] 谢祝捷,姜东,曹卫星,戴廷波,荆奇. 花后干旱和渍水条件下生长调节物质对冬小麦光合特性和物质运转的影响. 作物学报,2004,30(10):1047-1052.
[9] 朱新开,严六零,郭文善,封超年,彭永欣. 淮北稻茬超高产小麦碳氮代谢特征研究. 麦类作物学报,2002,22 (1):51-55.
[10] 李友军,熊瑛,吕强,陈明灿,骆炳山. 不同类型专用小麦叶、茎、粒可溶性糖变化与淀粉含量的关系. 中国农业科学, 2005,38 (11): 2219-2226.
[11] 马东辉,王月福,赵长星,林琪. 施氮量和花后土壤含水量对小麦氮代谢特性和子粒蛋白质含量的影响. 植物营养与肥料学报, 2008,14(6):1035-1041.
[12] 牟会荣,姜东,戴廷波,荆奇,曹卫星. 长期弱光对小麦籽粒淀粉品质和花前贮存非结构碳水化合物转运的影响. 应用生态学报,2009,20(4):805-810.
[14] 谷艳芳,丁圣彦,李婷婷,王欣,李俊娇,张丽霞. 盐胁迫对冬小麦幼苗干物质分配和生理生态特性的影响. 生态学报,2009,29 (2): 840-845.
[16] 张志良,瞿伟菁. 植物生理学实验指导(第3版). 北京: 高等教育出版社,2003:127-132.
[17] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社,2000:192-195.
[18] 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南. 北京:科技出版社,1999:131,133-134.
[20] 刘晓冰,李文雄,张志学. 春小麦籽粒灌浆过程中淀粉和蛋白质积累规律的研究. 东北农业大学学报,1995,26 (3):220-225.
[21] 范雪梅,姜东,戴廷波,荆奇,曹卫星. 花后干旱或渍水下氮素供应对小麦光合和籽粒淀粉积累的影响. 应用生态学报,2005,16 (10): 1883-1888.
[22] 郑春芳,姜东,戴廷波,荆奇,曹卫星. 花后盐与渍水逆境对小麦籽粒产量及蛋白质和淀粉积累的影响. 应用生态学报,2009,20(10): 2391-2398.
[23] 姜东,于振文,李永庚,余松烈,孔兰静. 高产小麦营养器官临时贮存物质积运及其对粒重的贡献. 作物学报, 2003,29 (1):31-36.
[25] 王月福,于振文,李尚霞,余松烈. 土壤肥力对小麦开花后各器官游离氨基酸和籽粒蛋白质含量变化的影响. 麦类作物学报,2003,23(1):41-43.
[26] 范雪梅,姜东,戴廷波,荆奇,曹卫星. 不同水分条件下氮素供应对小麦植株氮代谢及籽粒蛋白质积累的影响. 生态学杂志,2006,25 (2): 149-154.
[27] 申玉香,王爱民,李洪山,封功能. 盐分胁迫对宁盐1号小麦群体质量·产量及蛋白质含量的影响. 安徽农业科学,2008,36 (4): 14866-14868.