麦类作物学报 2008,28(1):118 - 123
Journal of Triticeae Crops

不同形态氮素对弱筋小麦籽粒淀粉积累及其相关酶活性的影响

吴金芝,李友军,黄 明,陈明灿,付国占
(河南科技大学农学院,河南洛阳 471003)

摘 要:为给弱筋小麦优质高产高效栽培的合理氮肥运筹提供理论依据,在大田条件下研究了3种形态的氮素(酰胺态氮、铵态氮和硝态氮)对弱筋小麦豫麦50籽粒淀粉合成及其相关酶活性的影响。结果表明,施铵态氮能增加灌浆中后期籽粒总淀粉和支链淀粉积累量,保持较高的籽粒总淀粉和支链淀粉积累速率,而施酰胺态氮籽粒直链淀粉积累量和积累速率较高。施铵态氮有利于提高成熟期籽粒总淀粉、支链淀粉含量和支/直比例,而施酰胺态氮提高了直链淀粉含量。施硝态氮对小麦籽粒淀粉积累的调控效应介于施铵态氮和施酰胺态氮之间。施铵态氮和施硝态氮后旗叶蔗糖合成酶(SS)和灌浆中后期蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性高,灌浆中后期籽粒蔗糖合成酶(SS)活性、籽粒蔗糖含量、可溶性淀粉合成酶(SSS)活性高,束缚态淀粉合成酶(GBSS)活性低,而施酰胺态氮则表现出相反的趋势。施硝态氮的旗叶蔗糖含量始终最低;与施酰胺态氮相比,施铵态氮旗叶蔗糖含量灌浆前中期低,而后期高。说明施铵态氮旗叶蔗糖合成能力强,源器官蔗糖向库运输迅速,籽粒库中糖源供应充足。因此,生产上可以通过改变氮素形态调节淀粉合成酶活性,进而调控淀粉的合成与积累。

关键词:弱筋小麦;氮素形态;淀粉积累;酶活性
中图分类号:S512.1;S312 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2008)01-0118-06

Effects of Different Nitrogen Forms on Grain Starch Accumulation and the Activities of Related Enzymes in Weak Gluten Wheat

WU Jin-zhi, LI You-jun, HUANG Ming, CHEN Ming-can, FU Guo-zhan
(Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China)

Abstract: A field experiment was conducted to investigate the effects of different nitrogen forms on grain starch formation and the related enzymes activities in weak gluten wheat variety Yumai50. The experiments was carried out on the farm of Henan University of Science and Technology during 2005～2006. Three different nitrogen forms were NH_2-N(NH_2CONH_2), NH_4-N (NH_4HCO_3) and NO_3-N ($NaNO_3$). The results showed that the accumulation of total starch and amylopectin and its accumulation rates were increased by NH_4-N application in middle and late stage of grain filling, but that of amylose was higher under NH_2-N application. The total starch, amylopectin content and ratio of amylopectin to amylose were enhanced by NH_4-N application at maturing stage, where the amylose content was increased by NH_2-N application. The effects of NO_3-N application on starch accumulation was the second among the three nitrogen forms. Sucrose synthase (SS) activity during grain filling stage and sucrose phosphate synthase (SPS) activity in middle and late stage of grain filling in flag leaves were improved with NH_4-N and NO_3-N application. The activities of SS, SSS (soluble starch synthase) and sucrose content in grains were raised, but the GBSS activity (granule-bounded starch

* **收稿日期**:2007-05-22 **修回日期**:2007-08-24
基金项目:国家粮食丰产科技工程项目(2004BA520A-06);河南科技大学青年基金项目(2007QN003)
作者简介:吴金芝(1987 -),女,讲师,主要从事小麦高产栽培理论与技术研究。
通讯作者:李友军(1962 -),男,教授,主要从事小麦栽培生理研究。

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

synthase) was decreased in the middle and late stage of grain filling by the NH_4-N application and NO_3-N application. The effects of NH_2-N Application was opposite to NH_4-N. Compared to the sucrose content with NH_2-N application, which with NH_4-N application was lower in early and middle stage of grain filling, but that was higher in late period of grain filling, and the the sucrose content with NO_3-N application was lowest in the whole filling stage. The above results indicated that the flag leaf maintained stronger capacity for translating and synthesizing of sucrose and the sucrose in grains was sufficient with NH_4-N application.

Key words: Weak gluten wheat; Nitrogen forms; Starch accumulation; Enzyme activity

淀粉占小麦籽粒重量的 60 %～80 %,对产量和品质有重要作用。近年来,淀粉和品质关系的研究倍受人们的重视。James[1] 和 Ball[2] 研究了谷物淀粉生物合成的过程与淀粉的主要成分的代谢途径。李春燕[3] 研究表明,小麦叶片制造的光合产物以蔗糖形式输入籽粒,再经一系列酶催化作用将蔗糖转化为淀粉,籽粒中的淀粉合成过程由蔗糖合成酶(SS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、束缚态淀粉合成酶(GBSS)等共同催化。赵辉等分别就施肥、温度、土壤等环境因子对小麦旗叶中蔗糖积累与输出、籽粒中蔗糖的合成与降解、籽粒淀粉组分的合成三者之间的协调机制及其调控作用做了研究[3～5]。氮是重要营养元素,关于主要氮素形态与小麦品质间的关系已有所研究。王小纯[6] 等研究表明,不同专用型小麦的硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶和籽粒中蛋白质含量对氮素形态的反应不同,强筋小麦施用酰胺态氮对旗叶硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性、籽粒谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性具有明显的促进作用;中筋小麦在施用铵态氮后 3 种氮素同化关键酶活性均有较大增强;弱筋小麦施铵态氮硝酸还原酶活性最高,而施用酰胺态氮籽粒及旗叶谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性明显增强。尹静[7] 等研究表明,综合来看,前人的研究主要集中在氮素形态对蛋白品质和氮素形态对小麦淀粉调节的影响上,关于氮素形态对小麦籽粒淀粉积累规律及其对淀粉合成相关酶活性影响与调节的研究至今鲜有报道。此外,中国弱筋小麦普遍存在蛋白质含量和面筋强度过高、面团形成时间和稳定时间长等问题,不能适应制作优质饼干、糕点对小麦品质的要求,研究并开发优质弱筋小麦栽培技术意义重大。因此,本试验以弱筋小麦豫麦 50 为材料,在大田条件下研究了不同氮素形态对籽粒淀粉积累及其对合成淀粉底物的供应能力、籽粒淀粉合成关键酶活性的变化的影响,旨在阐明氮素形态对小麦籽粒淀粉积累规律及其淀粉合成相关酶活性的调节效应,为弱筋小麦优质高产高效栽培中合理氮肥运筹提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试材料

试验于 2005～2006 年在河南科技大学试验农场进行,耕作层土壤有机质 13.52 g ·kg^{-1},碱解氮 36.9 mg ·kg^{-1},速效磷 19.24 mg ·kg^{-1},速效钾 117.65 mg ·kg^{-1}。供试品种为豫麦 50,试验设 3 种氮素形态处理,即 NH_2-N:酰胺态氮(NH_2CONH_2);NH_4-N:铵态氮(NH_4HCO_3);NO_3-N:硝态氮($NaNO_3$)。随机区组设计,3 次重复,小区面积 22.5 m^2,10 月 16 日播种,基本苗 270 万/ ha。每公顷施 N 240 kg, K_2O 165 kg, P_2O_5 138 kg。氮肥 50 %底施,50 %拔节期追施,磷钾肥全部底施。常规管理。

1.2　取样方法

于开花期在各小区选择同一天开花、表现一致且生长良好的穗子挂牌标记,每隔 6 d 取样一次至收获,每次取穗 30 个,剥取中部籽粒,同时取旗叶 30 片,部分样品在液氮中速冻 30 min,然后置 - 70 ℃冰箱保存,用于酶活性测定;部分样品置于烘箱中 105 ℃杀青 30 min,然后 70 ℃烘干至恒重,用于测定蔗糖和淀粉含量。

1.3　测定方法

1.3.1　籽粒淀粉含量测定　双波长比色法[8] 测定直链淀粉和支链淀粉含量,两者之和为总淀粉含量。

1.3.2　蔗糖含量测定　参照汤章城[9] 的方法测定旗叶和籽粒的蔗糖含量。

1.3.3　SS、SPS 、SSS 和 GBSS 活性测定　①粗酶液的制备:酶液提取参照 Douglas 和 Tsai-Mei 的方法[11,12],略做改动:旗叶和籽粒均取样品 0.5 g 左右,称重后倒入研钵,加 5 mL 缓冲液(内含

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

100 mmol ·L^{-1}的 Hepes-NaOH,pH = 7.5,10 mmol ·L^{-1} $MgCl_2$,2 mmol ·L^{-1} EDTA,2%乙二醇,20 mmol ·L^{-1} 2-mercap-toethanol),冰浴研磨成匀浆,然后倒入10 mL离心管内,以10 000 ×g冷冻离心10 min,取上清液置于冰浴,作为粗酶液备用。②SS活性测定:参照 Douglas[10]和 Tsai-Mei[11]的方法;SPS活性测定:参照 Wardlaw[12]的方法。SSS和GBSS酶活性测定参照 Nakamura 等[13]的方法。所用生化试剂均为 Sigma 公司产品。

1.4 统计分析方法

使用 SPSS11.5(Statistics Package for the Social Science)软件对试验数据进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同形态氮素对籽粒淀粉积累量及积累速率的影响

由图1可以看出,籽粒直链淀粉、支链淀粉和总淀粉积累量在灌浆期均呈上升趋势,而积累速率呈单峰曲线,且支链淀粉积累速率快于直链淀粉。直链淀粉积累量灌浆前期3种形态氮素间差异不显著,灌浆中后期 NH_4-N 处理上升速度慢,花后30～36 d NH_4-N 处理显著低于 NH_2-N 和 NO_3-N 处理,且 NH_2-N 和 NO_3-N 间差异不明显;直链淀粉积累速率在花后24 d达峰值,之后 NH_2-N > NO_3-N > NH_4-N,除 NH_2-N 和 NH_4-N 间差异显著外,其它处理间差异未达显著水平。3种氮素处理支链淀粉和总淀粉积累量变化动态基本一致,花后6～18 d 3种氮素处理间差异不显著,花后18～36 d,NH_4-N 和 NO_3-N 处理显著高于 NH_2-N 处理,NH_4-N 和 NO_3-N 处理间差异不显著;支链淀粉和总淀粉积累速率花后12～36 d NH_4-N 处理一直保持较高水平,至花后24 d达到峰值后 NH_4-N > NO_3-N > NH_2-N,且 NH_2-N 和 NH_4-N 处理间差异达显著水平。说明可以通过施用不同形态氮素有效地调节弱筋小麦籽粒淀粉积累量及其积累速率,灌浆中后期籽粒总淀粉和支链淀粉积累量施铵态氮增加最明显,施硝态氮效果其次,施酰胺态氮最差,而籽粒直链淀粉积累量和积累速率对不同形态氮素的响应相反。

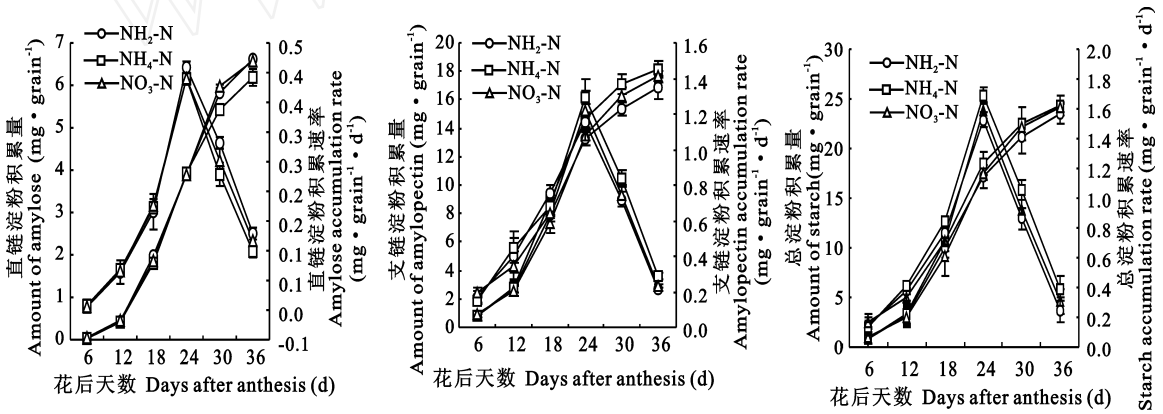


图1 不同形态氮素对小麦籽粒总淀粉及组分积累量及积累速率的影响

Fig.1 Effects of different nitrogen forms on accumulated amount and rate of amylose, amylopectin and total starch in grains of winter wheat

表1 不同形态氮素对小麦籽粒淀粉及组分含量的影响

Table1 Effects of different nitrogen forms on amylose, amylopectin, total starch content in grains of winter wheat

处理 Treatment	总淀粉含量(%) Total starch content	直链淀粉含量(%) Amylose content	支链淀粉含量(%) Amylopectin content	支链淀粉/直链淀粉 Ratio of amylopectin to amylose
NH_2-N	70.43a	20.03b	50.40a	2.52a
NH_4-N	72.78a	18.87a	53.91b	2.86c
NO_3-N	71.13a	19.39ab	51.75ab	2.67b

同一列内平均值后有相同字母的表示差异未达到5%显著水平。

Within column, the means followed by the same lletters is not significantly different at 5% levels.

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

由表 1 可知,总淀粉、支链淀粉含量、支/直比均表现为 NH_4-N > NO_3-N > NH_2-N。经差异显著性分析,总淀粉含量 3 处理间差异不明显;支链淀粉含量 NH_2-N 和 NH_4-N 处理差异极显著,其他处理间差异均不显著;支/直比 3 个处理间差异达显著或极显著水平。直链淀粉含量表现为 NH_2-N > NO_3-N > NH_4-N, NH_4-N 与 NH_2-N 间差异达极显著水平,与 NO_3-N 间达显著水平, NH_4-N 和 NO_3-N 间差异不显著。表明施铵态氮有利于提高成熟期籽粒总淀粉、支链淀粉含量和支/直比例,而施酰胺态氮提高了直链淀粉含量,施硝态氮支链、直链、总淀粉和支/直比在 3 种氮素中均表现中等水平。

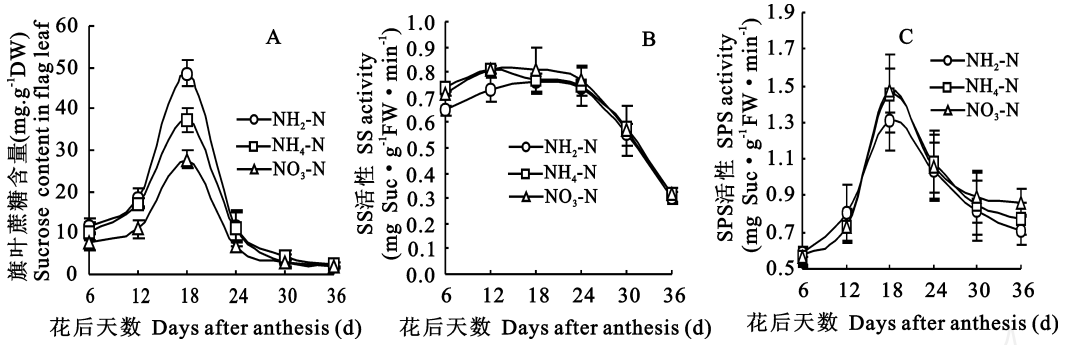


图 2　不同形态氮素对小麦旗叶蔗糖含量及 SS 和 SPS 活性的影响

Fig. 2　Effects of different nitrogen forms on sucrose content, SS activities and SPS activities in flag leaf of winter wheat

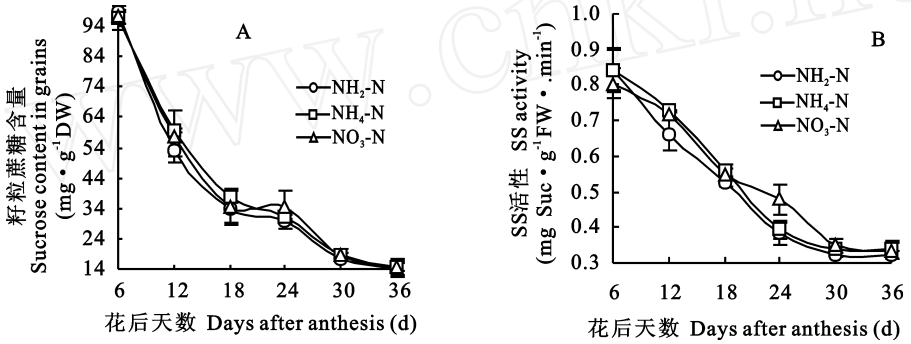


图 3　不同形态氮素对小麦籽粒蔗糖含量及 SS 活性的影响

Fig. 3　Effects of different nitrogen forms on sucrose content and SS activities in grains of winter wheat

2.2　氮素形态对旗叶蔗糖含量及 SS 和 SPS 活性的影响

试验结果(图 2)表明,籽粒灌浆过程中旗叶蔗糖含量、SS 活性和 SPS 活性均呈单峰曲线变化,旗叶蔗糖含量和 SPS 活性峰值出现在花后 18 d,旗叶 SS 活性花后 6～24 d 一直保持较高活性,之后急剧下降。旗叶蔗糖含量花后 6～24 d 表现为 NH_2-N > NH_4-N > NO_3-N, NO_3-N 与 NH_2-N 和 NH_4-N 间差异显著水平,花后 24～36 d 表现为 NH_4-N > NH_2-N > NO_3-N,各处理间差异未达显著水平(图 2A)。旗叶 SS 活性 NH_2-N 始终最低,花后 6～12 d NH_2-N 与 NH_4-N 和 NO_3-N 差异达显著水平,开花 24d 之后差异不显著(图 2B)。旗叶 SPS 活性 NH_2-N 低于 NH_4-N 和 NO_3-N,3 处理间差异不显著(图 2C)。灌浆中前期 NH_2-N 处理旗叶蔗糖合成酶活性低,蔗糖含量高,表明施酰胺态氮不利于源器官(旗叶)中蔗糖向库器官(籽粒)中运转和营养器官贮存的同化物向籽粒中的再分配。

2.3　氮素形态对籽粒蔗糖含量及 SS、SSS、GBSS 活性的影响

2.3.1　对籽粒蔗糖含量及 SS 活性的影响　从图 3 可以看出,籽粒灌浆过程中,籽粒蔗糖含量和 SS 活性随着灌浆进程的推进逐渐降低。籽粒蔗糖含量花后 6～18 d 下降快,之后下降速度减缓,花后 12～36 d NH_2-N 最低,但各处理间差异不显著(图 3A)。籽粒 SS 活性花后 12 d NH_2-N 显著低于 NH_4-N 和 NO_3-N,花后 24 d NO_3-N 显著高于 NH_4-N 和 NH_2-N(图 3B)。表明施酰胺态氮不利于花后籽粒中蔗糖的积累,并且降低了籽

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

粒中SS酶活性,降解蔗糖的能力下降,不利于籽粒淀粉的积累。

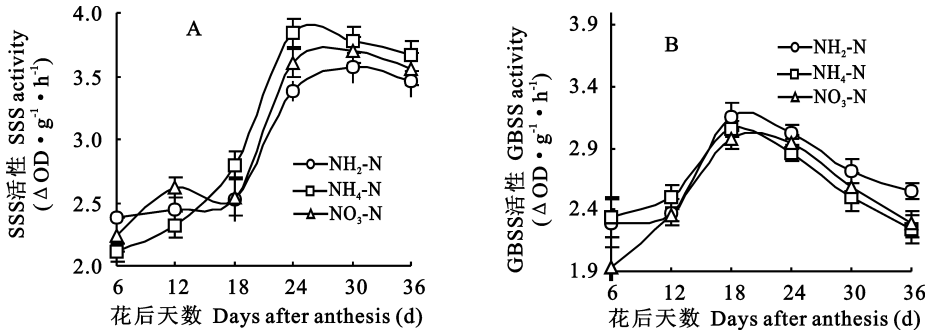


图4 不同形态氮素对小麦籽粒SSS和GBSS活性的影响

Fig. 4 Effects of different nitrogen forms on SSS activity and GBSS activity in grains of winter wheat

2.3.2 对籽粒淀粉合成酶(SSS和GBSS)活性的影响 灌浆过程中籽粒SSS活性呈先升后降的趋势(图4A),花后24 d达峰值,SSS活性花后18～36 d表现为NH_4-N > NO_3-N > NH_2-N,处理间差异达显著水平。由图4B可以看出,灌浆过程中籽粒GBSS活性呈单峰曲线变化,花后18 d达峰值,GBSS活性花后6～12 d表现为NH_4-N > NH_2-N > NO_3-N,处理间差异不显著,花后18～36 d表现为NH_2-N > NO_3-N > NH_4-N,花后24～36 d NH_2-N显著高于其它处理。表明施铵态氮和施硝态氮提高了SSS酶活性,有利于支链淀粉的合成,而施酰胺态氮提高了GBSS酶活性,对直链淀粉的合成有促进作用。

3 讨论

铵态氮和硝态氮是植物体从土壤中吸收氮的主要形式,但其进入植物体方式不同,对小麦生产具有不同的调节效应。硝态氮从植物根部随水沿木质部被输送到地上部,铵态氮则随新陈代谢过程通过韧皮部运行。小麦生产常用的氮肥中,多数认为铵态氮比硝态氮更易于被根系吸收。有研究认为铵态氮比硝态氮能更好地富集Ca^{2+}、Mg^{2+}等离子,减少氮流失,提高利用率[14]。也有报道认为,底施硝态氮对提高小麦产量和品质优于铵态氮和尿素,当小麦缺氮时无论何种氮肥都有利于增加各器官干物质的积累,但尿素比KNO_3效果更好,酰胺态氮更有利于品质指标的改善[17]。尹静[7]等研究指出,不同形态氮肥对小麦淀粉的调节效应因品种类型不同而存在较大差异,不同氮素形态在进入植物体后,是否对不同类型品种淀粉合成过程中相关酶活性具有一定的调节效应,以及引起淀粉的这种差异原因,有待深入研究。本研究表明,施铵态氮能提高小麦籽粒中总淀粉、支链淀粉积累量、积累速率、积累量及支/直比;施酰胺态氮直链淀粉积累量和积累速率较高,成熟期直链淀粉含量最高;小麦籽粒中总淀粉、支链淀粉积累量、积累速率、积累量及支/直比施铵态氮 > 施硝态氮 > 施酰胺态氮,而直链淀粉积累量、积累速率和成熟期直链淀粉含量施酰胺态氮 > 施硝态氮 > 施铵态氮。说明可以通过改变氮素形态调节小麦籽粒中淀粉的合成,在氮肥充足的条件下,铵态氮比酰胺态氮有利于小麦籽粒淀粉品质的改善,生产上应根据加工品质的需求选择氮肥形态和施肥方式。

小麦叶片制造的光合产物以蔗糖形式输入籽粒,再经一系列酶催化作用将蔗糖转化为淀粉[4,15,16]。蔗糖向淀粉转化能力的大小限制着淀粉的合成,籽粒灌浆后期蔗糖转化为淀粉的能力是淀粉积累的多少的关系密切[20]。王东等研究表明,灌浆初期淀粉积累与蔗糖的供应能力无关,灌浆中后期淀粉合成底物的增加有利于淀粉的积累,灌浆后期籽粒蔗糖含量下降的明显减缓与蔗糖合成酶活性的显著降低相吻合[19,20]。姜东[21]等研究表明,淀粉粒的大小及比例、淀粉合成过程中ATP含量及关键酶的活性等均受氮素水平的调控。本试验结果表明,NH_2-N处理与NH_4-N、NO_3-N处理比较,旗叶中SS和SPS活性以及灌浆中后期籽粒蔗糖含量和SS活性较低,说明施酰胺态氮旗叶蔗糖合成能力低,且不利于灌浆中后期籽粒蔗糖的降解,降低了淀粉合成底物的供应,降低了淀粉的合成能力,而施铵态氮和硝态氮旗叶蔗糖合成能力强,蔗糖向籽粒的运转迅速,且籽粒中保持较高的蔗糖含量和SS活性,有利于籽粒淀粉的合成。施用不同形态氮肥对调节小麦籽

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

粒淀粉合成酶活性以及底物供应能力有一定的积极意义。

姜东等认为 SS、GBSS、SSS 是淀粉合成的关键酶[21]。李春燕[3]研究表明小麦籽粒中的淀粉合成过程由 SS、SSS、GBSS 等共同催化,且 SSS、GBSS 酶活性与直、支链淀粉积累速率、总淀粉积累速率、籽粒灌浆速率均呈极显著正相关。本研究表明,SSS 活性与支链淀粉积累速率同步,而 GBSS 活性与直链淀粉积累速率同步,进一步证实了 SSS 主要负责支链淀粉的合成,GBSS 主要负责直链淀粉的合成,这与前人研究结果[3]一致。施氨态氮和硝态氮 SSS 活性较高,有利于支链淀粉的合成,而施酰胺态氮 GBSS 活性较高,能提高直链淀粉含量。各处理间灌浆中后期 SSS 活性差异与成熟期籽粒中支链淀粉淀粉含量差异一致,而 GBSS 活性与直链淀粉含量差异一致。说明可以通过氮素形态调节籽粒中的支、直淀粉含量,从而调控小麦籽粒中支/直比例,以达到改善小麦加工品质的目的。

淀粉合成是一复杂的生理生化过程,除上述酶对其影响外,淀粉分支酶与脱支酶亦是调控支链淀粉精细结构(如链长的分布、分支化度等)形成的重要酶,不同氮素形态对这些酶变化的影响尚有待进一步研究。

参考文献:

[1]James M G, Denyer K, Myers A M. Starch synthesis in the cereal endosperm[J]. Current Opinion Plant Biology, 2003, 6: 215 - 222.

[2]Ball S G, Morell M K. From bacterial glycogen to starch: understanding the biogenesis of the plant starch granule[J]. Annual Review Plant Biology, 2003, 54:207 - 233.

[3]李春燕,封超年,张　影,等. 氮肥基追比对弱筋小麦宁麦 9 号籽粒淀粉合成及相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1120 - 1125.

[4]赵　辉,戴廷波,荆　奇,等. 灌浆期高温对两种品质类型小麦品种籽粒淀粉合成关键酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(3): 423 - 429.

[5]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[J]. Planta, 1993, 191: 342～348.

[6]王小纯,熊淑萍,马新明,等. 不同形态氮素对专用型小麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 802 - 807.

[7]尹　静,胡尚连,肖佳雷,等. 不同形态氮肥对春小麦品种籽粒淀粉及其组分的调节效应[J]. 作物学报, 2006, 32(9): 1294 - 1300.

[8]何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术[M]. 北京:中国农业出版社, 1985: 274 - 294.

[9]汤章城. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国科学出版社, 1999: 126 - 127.

[10]Douglas C, Tsung M K, Frederick C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize[J]. Plant Physiology, 1988, 86: 1013 - 1019.

[11]Tsai Mei, OU Lee, Setter T L. Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on total starch - synthesis enzymes and accumulation of sugars and total starch[J]. Plant Physiology, 1985, 79: 852 - 855..

[12]Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbonhydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation to sucrose synthase and sucrose - phosphate synthase[J]. Australion Journal of Plant Physiology, 1994, 21: 251 - 271.

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

[14]杜金哲. 春小麦子粒蛋白质积累和产量形成规律及施氮的调节作用[D]. 沈阳:东北农业大学, 1999.

[15]Mion D, Schaffer A A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase and invertase activities in developing fruit of Lycopersicon esculentum Mill, and the sucrose annumulation Lycopersicon hirsutum Hubm. and Bonpl[J]. Plant Physiology, 1991, 95:623 - 627.

[16]Huber S C, Huber J L. Role and regulation sucrose - phosphate synthase in higher plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47: 431 - 445.

[17]吴秀菊. 春小麦不同 HMW - GS 组成类型醇溶蛋白积累及氮肥调节效应[D]. 沈阳:东北农业大学, 2002.

[18]Jenner C F. Total starch synthesis in the kernel of wheat under high temperature conditions[J]. Australion Journal of Plant Physiology, 1994, 21(6): 791 - 806.

[19]王　东,于振文,王旭东,等. 硫营养对小麦籽粒淀粉合成及相关酶活性的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(5):437 - 442.

[20]潘庆民,于振文,王月福. 小麦开花后旗叶中蔗糖合成与籽粒中蔗糖降解[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, 28(3): 235 - 240.

[21]姜　东,于振文,李永庚,等. 高产小麦强势和弱势籽粒淀粉合成相关酶活性的变化[J]. 中国农业科学, 2002, 35(4):378 - 383.

© 1994-2009 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net