

## 春小麦耐热性表现及其评价

陈希勇 孙其信 孙长征

(中国农业大学作物学院)

**摘要** 以 Seri82 × Siete Cerros 重组近交系为供试材料, 对不同高温胁迫环境条件下小麦耐热性的表现以及小麦耐热性的评价方法进行了研究。结果表明: 分期播种能够给春小麦提供全生育期的高温胁迫环境, 借助塑料大棚人工升温的办法可以模拟大田生产条件下籽粒灌浆期的高温胁迫环境。在这些不同的热胁迫环境中, 供试材料的产量性状都受到严重影响, 且在耐热性表现显著差异。产量性状和耐热性的相关分析表明: 正常环境条件下产量性状表现与耐热性之间不存在相关关系。不同热胁迫环境条件下, 基因型之间产量性状的遗传表达亦存在显著差异, 并与耐热性呈显著的负相关。可以认为采用热感指数和几何平均产量 2 个指标鉴定和评价小麦品种的耐热性。

**关键词** 春小麦; 重组近交系; 高温胁迫; 耐热性; 热感指数; 几何平均产量

**分类号** S512.1; S332.1

## Performance and Evaluation of Spring Wheat Heat Tolerance

Chen Xiyong Sun Qixin Sun Changzheng

(College of Crop Sciences, CAU)

**Abstract** Recombinant inbred lines (RIL) derived from spring wheat hybrid between Seri88 and Siete Cerros were used to evaluate differential response to heat stress under different heat stress environments and to identify the method of screening trait of heat tolerance in wheat breeding. The results indicated that both late sowing and heat treatment with plastic shelter could simulate ideal heat stress conditions. In different heat stress treatments, yields and their constituents are significantly reduced, while the RILs are significantly different in response to heat stress. Correlation of yield traits with heat tolerance suggested that there were no relationships between expression of agronomic traits with heat tolerance under non-stress conditions, however significant difference of response of same genotype to heat stress were observed in different heat stress treatments. Combination of both heat susceptibility index and geometric mean yield per plant (or kernel weight per spike) were suggested to be as selection criteria for the evaluation of heat tolerance.

**Key words** spring wheat; RIL; heat stress; heat tolerance; heat susceptibility index; geometric mean yield

由于作物种植范围的扩展, 在世界的许多地区, 极度高温和水分匮乏已成为限制作物生长的主要因素。随着地球平均气温的升高和极度高温频率的增加, 将会在温带作物种植地区产生

收稿日期: 1998-12-09

国家自然科学基金项目资助 (39670462)

孙其信, 北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区), 100094

更大的热胁迫压力。因此,耐热性机制的研究和耐热性品种的培育已成了当前作物育种研究的一个新课题。

小麦作为喜凉的C<sub>3</sub>作物,对高温的生理适应性较差,生育期间的高温胁迫经常导致产量的降低。我国大部分麦区和世界主要小麦产区,在小麦的籽粒灌浆期经常出现30℃以上的高温,这类天气有时因气温很高或与其他环境互作(如干热风)使小麦呼吸作用加剧,光合下降,细胞结构和功能受到损伤,植株老化加速,从而对小麦的生长发育产生明显的危害。据我国北方小麦干热风协作组(1988)研究,干热风在我国黄淮海流域及新疆麦区经常发生,危害面积可达该流域小麦种植面积的1/3,使小麦减产10%~20%,我国北方和长江中下游麦区也常发生“高温逼熟”灾害。小麦是我国仅次于水稻的第二大粮食作物,我国又是高温胁迫危害面积较大且比较频繁的国家之一。目前,耐热性机制的研究又是小麦遗传育种研究中最薄弱的领域。因此,迫切需要开展这方面的研究以推动小麦耐热性的遗传改良。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

Seri82 和 Siete Serros 及其 23 个重组近交系,共计 25 个材料。

### 1.2 试验设计

随机区组设计,3次重复。行长1.5m,行距20cm,每行均匀点播30粒种子。高温胁迫环境:分期播种,03-12(正常播期),03-22(第二播期),04-03(第三播期)和04-13(第四播期)4个播期,其中以正常播期代表非胁迫环境,晚播代表高温胁迫环境;塑料大棚升温处理,在小麦的籽粒灌浆后期(06-16),采用塑料大棚升温的方法,对供试材料进行持续高温处理,直至小麦成熟。

### 1.3 考察性状与方法

田间观察生育期,成熟期。在各试验处理中随机选取5株,室内测定株高、小穗数、不孕小穗、穗长、单株穗数、穗粒数、千粒重、单株产量以及地上部分干物重,并按公式 $S = (1 - YD / YP) / D$ ,  $D = 1 - YD / YP$ ;  $GM = (YD \cdot YP) / 2$ , 计算每一基因型穗粒重和千粒重的热感指数和几何平均单株产量和几何平均穗粒重。其中, $S$ 表示千粒重或穗粒重的热感指数, $GM$ 表示几何平均单株产量或穗粒重, $YD$ 是基因型在热胁迫环境下的平均千粒重或穗粒重, $YP$ 表示该基因在非胁迫环境下的千粒重或穗粒重; $D$ 表示热胁迫强度, $\overline{YD}$ 是全部基因型 $YD$ 的平均值, $\overline{YP}$ 是全部基因型 $YP$ 的平均值,并定义耐热性品种 $S < 1$ ,热敏感品种 $S > 1$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 高温胁迫对产量及其构成因素的影响

在籽粒的灌浆后期(开花后20d)借助塑料大棚,对供试材料进行了人工升温处理,发现棚内外温差一般为3~6℃,能够对春小麦品种形成一定的高温胁迫环境。分期播种的环境和正常播期相比,能够给春小麦品种全生育期提供高温胁迫环境条件。研究发现在胁迫和非胁迫环境条件下基因型的农艺性状均达到显著极显著水平(方差分析略)。不同高温胁迫环境对各基因型不同农艺性状的影响也存在明显差异(表1),其中单株产量、生物产量、穗粒重和千粒

重为热胁迫敏感性状。单株产量性状在人工升温处理和第二播期的热胁迫环境条件下, 和正常非胁迫环境相比, 平均分别下降 0.74 g 和 1.93 g, 下降幅度为 20.61% 和 53.76%; 生物产量、穗粒重和千粒重也分别下降 10.57%, 46.89%; 20.51%, 42.31%; 16.02%, 33%。随着环境胁迫强度的增高, 这些性状的下降幅度显著增高, 如千粒重和穗粒重 2 性状在第 4 播期分别下降为非胁迫环境的 50.69% 和 84.62%。株高、穗长和小穗数相比之下为高温胁迫反应迟钝性状。穗粒数在低胁迫强度条件下变化不大, 但随着胁迫强度的增加, 小穗的不育率增高, 穗粒数也显著下降。不同环境胁迫条件下不同性状遗传变异的表现亦存在显著的差异, 如穗粒重和千粒重在正常环境条件的变异系数分别为 20.13% 和 16.89%, 而在人工升温处理和第 2 播期则分别为 22.51%, 26.57% 和 23.45%, 22.57%。说明全生育期的高温胁迫对产量的影响大于生育后期高温胁迫的影响。

表 1 不同胁迫环境对春小麦农艺性状的影响

性状	正常环境			人工升温				第二播期			
	平均	标准差	变异系数	平均	标准差	变异系数	降低幅度/%	平均	标准差	变异系数	降低幅度/%
单株产量 $m/g$	3.59	0.97	26.91	2.85	0.85	29.97	20.61	1.66	0.70	42.16	53.76
单株穗数	3.24	0.69	21.16	3.13	0.65	20.71	3.40	2.25	0.65	28.90	30.56
千粒重 $m/g$	23.79	4.02	16.89	19.98	4.69	23.45	16.02	15.94	3.60	22.57	33.00
穗粒数	1.56	0.31	20.13	1.24	0.28	22.51	20.51	0.90	0.24	26.57	42.31
穗粒数	64.67	5.22	8.07	60.76	6.49	10.67	6.05	54.38	5.89	10.83	15.91
生物产量 $m/g$	11.26	2.81	24.95	10.07	2.66	26.44	10.57	5.98	2.20	36.78	46.89
主穗生物产量	3.08	0.69	22.27	2.83	0.54	19.03	8.12	2.35	0.39	16.73	23.70
收获指数	31.6	2.24	7.09	28.11	2.70	9.59	11.04	25.24	3.22	12.75	20.13
主穗收获指数	48.88	3.97	8.12	42.80	5.01	11.70	12.44	37.16	6.23	16.77	23.89
草重 $m/g$	7.72	1.90	24.52	7.27	1.89	25.88	5.83	5.07	1.62	31.90	34.33
主穗草重 $m/g$	1.58	0.36	22.92	1.60	0.32	20.02	11.11	1.44	0.25	17.11	30.56
株高 $h/cm$	80.75	11.14	13.79	79.41	9.07	11.42	1.66	75.40	9.11	12.08	6.63
穗长 $l/cm$	10.47	0.93	8.89	10.36	0.93	9.00	11.05	10.12	0.65	6.41	3.34
小穗数	18.10	1.07	5.92	18.10	1.07	5.90	0.00	18.11	0.91	5.00	0.06

## 2.2 不同基因型春小麦品种耐热性表现

不同热胁迫环境条件下, 籽粒产量的变化可以反映基因型生育期间的热胁迫反应, 但由于基因型间产量及其构成因素存在差异, 而这些差异随着胁迫强度的变化而变化。因此, 仅从产量的变化不能完全反映出品种的耐热性。热敏感指数作为评价品种耐热性的指标可以客观地反映品种的耐热性。由于分蘖穗和主茎穗相比, 在籽粒的灌浆后期更容易受高温胁迫的影响, 使主茎穗和分蘖穗在热胁迫反应上不能保持一致关系。因此, 本研究只采用主穗的千粒重和穗粒重资料进行分析。从表 2 可以看出, 同一胁迫环境条件下, 不同基因型的耐热性表现存在显著差异。Siete Cerros 在升温处理和第 2 播期的环境条件下, 千粒重和穗粒重的感热指数分别为 2.00, 1.96 和 2.17, 1.84, 表现热敏感, 是不耐热性品种。Seri82 在此 2 个环境条件下的千粒重和穗粒重的感热指数分别为 0.33, 0.87 和 0.25, 0.23, 表现对高温胁迫不敏感, 是耐热性品种。由双亲分离出的 23 个重组近交系材料中, 有的近交系表现高度耐热 (R L 18, R L 19, R L 5), 有的表现高度热敏感 (R L 2, R L 3, R L 11), 有的表现中度耐热或重度热敏感, 说明这

套重组近交系是对小麦耐热性进一步深入遗传研究的良好材料。一般随着胁迫强度的增加,耐热性的变异显著减少。千粒重 $s$ 值在4个热胁迫环境条件下的变异系数分别为56.79%, 36.54%, 22.45%, 30.41%, 穗粒重在4个环境条件下的变异系数为67.54%, 39.58%, 20.92%和9.29%。说明极高胁迫环境条件不利于小麦耐热性变异的表现。在4个热胁迫环境中,升温处理和第2播期既能提供适度的高温胁迫条件,又不限制品种耐热性遗传变异的表达,是模拟大田生产条件下高温胁迫的有效鉴定方法。

表2 不同基因型在4个环境条件下千粒重和穗粒重的热感指数( $s$ )

基因型	$s$ (千粒重)					$s$ (穗粒重)				
	升温	播期2	播期3	播期4	平均	升温	播期2	播期3	播期4	平均
RL1	0.90	1.06	1.12	1.29	1.09	0.71	0.99	1.05	1.04	0.95
RL2	1.46	1.31	1.21	0.89	1.22	1.07	1.35	1.14	1.03	1.15
RL3	1.44	1.43	0.89	0.90	1.17	1.57	1.32	0.85	0.93	1.17
RL4	0.75	0.99	1.11	1.24	1.02	1.87	0.93	1.12	1.02	0.99
RL5	0.25	0.45	1.10	0.77	0.64	0.18	0.65	1.10	1.05	0.75
RL6	0.77	1.05	1.21	0.61	0.91	0.67	1.06	1.20	0.95	0.97
RL7	0.83	1.01	1.19	0.85	0.97	0.78	0.79	1.21	0.87	0.91
RL8	1.28	1.48	1.01	1.00	1.19	1.18	1.52	1.16	1.03	1.22
RL9	0.52	1.09	0.97	1.25	0.96	0.36	1.08	1.02	1.01	0.87
RL10	1.23	0.61	0.97	0.36	0.79	0.67	0.70	1.02	1.06	0.86
RL11	1.41	1.53	1.06	1.23	1.31	1.25	1.42	0.97	0.99	1.16
RL12	1.69	1.18	0.83	0.26	0.99	1.67	1.18	0.83	0.87	1.14
RL13	0.40	0.46	0.24	0.83	0.48	0.61	0.61	0.35	0.89	0.62
RL14	2.09	1.21	1.38	1.36	1.51	1.91	1.38	1.25	1.13	1.42
RL15	0.56	0.69	0.99	0.80	0.76	0.45	0.70	0.97	0.70	0.71
RL16	0.63	1.17	0.99	1.00	0.95	1.06	0.92	1.03	0.98	1.00
RL17	1.42	1.15	1.00	0.95	1.13	2.83	1.38	1.03	0.99	1.56
RL18	0.36	0.34	0.86	1.06	0.66	0.31	0.08	0.97	0.93	0.57
RL19	0.33	0.83	0.94	1.08	0.80	0.24	0.81	0.97	0.95	0.74
RL20	1.39	1.12	1.37	1.27	1.29	1.24	0.99	1.38	1.06	1.17
RL21	0.55	1.18	0.80	1.23	0.94	0.66	1.19	0.78	1.04	0.92
RL22	1.60	1.09	1.17	0.91	1.19	1.01	0.84	0.97	0.92	0.94
RL23	0.44	1.13	0.89	1.53	1.00	0.50	1.03	0.91	1.11	0.89
Siete	2.00	1.96	1.27	0.86	1.52	2.17	1.84	1.22	1.03	1.57
Seri82	0.33	0.48	0.87	1.28	0.74	0.28	0.23	0.66	1.06	0.56
D	0.16	0.33	0.48	0.51	—	0.21	0.42	0.65	0.85	—
CV	56.79	36.54	22.45	30.41	25.80	67.54	39.58	20.92	9.29	27.57

### 2.3 产量性状与耐热性的关系

千粒重和穗粒重热感指数和胁迫与非胁迫环境下的农艺性状的相关分析表明(表3),大棚升温和第2播期胁迫环境条件穗粒重和千粒重的感热指数与正常环境不同基因型的产量及其构成因素之间不存在相关关系,而第2播期的环境条件下,穗粒重热感指数和胁迫环境条件的穗粒数和株高显著正相关,相关系数分别为 $0.52^{**}$ 和 $0.45^*$ ,与单株产量和穗粒重也有较高的正相关( $r=0.34$ ,  $r=0.31$ )。说明高产品种一般表现较差的耐热性,在正常环境条件对产量性状进行正向选择,不能改良品种的耐热性。

表 3 不同环境条件下农艺性状与热感指数的相关分析

性状	千粒重热感指数				穗粒重热感指数			
	正常	升温	正常	播期 2	正常	升温	正常	播期 2
单株产量	0.03	-0.33	0.20	-0.65**	-0.05	-0.39*	0.34	-0.58**
穗粒重	0.08	-0.53**	0.19	-0.76**	0.121	-0.51**	0.31	-0.72**
千粒重	0.03	-0.56**	0.18	-0.70**	0.10	-0.41*	0.25	-0.58**
穗粒数	0.14	0.09	0.36	-0.54**	0.08	-0.57**	0.52**	-0.03
单株穗数	0.08	-0.24	0.09	-0.31	-0.11	-0.11	0.20	-0.64**
主穗生物产量	0.14	-0.25	0.30	-0.57**	0.18	-0.28	0.43*	-0.50**
生物产量	0.01	-0.20	0.16	-0.55**	-0.11	-0.31	0.30	-0.49**
主穗收获指数	-0.08	-0.70**	0.12	-0.71**	-0.01	-0.65**	0.06	-0.71**
收获指数	-0.04	-0.60**	0.17	-0.58**	0.09	-0.45*	0.13	-0.59**
株高	0.36	0.10	0.29	-0.24	0.26	0.01	0.45*	-0.15
穗长	-0.19	-0.17	-0.09	-0.18	-0.09	-0.08	-0.08	-0.09
小穗数	0.02	0.02	-0.10	-0.22	-0.10	-0.07	0.05	0.30
不孕小穗	-0.04	0.04	-0.12	0.36	-0.05	0.25	-0.09	-0.26
主穗草重	0.16	-0.13	0.22	-0.12	0.15	0.02	0.38	-0.17
草重	0.01	-0.17	0.12	-0.53**	-0.14	-0.27	0.28	-0.27

在大棚升温的环境条件下, 千粒重热感指数和穗粒重、穗粒数、主穗收获指数和收获指数均呈极显著的负相关, 相关系数分别为 $-0.53^{**}$ 、 $-0.56^{**}$ 、 $-0.70^{**}$ 和 $-0.60^{**}$ 。穗粒重热感指数和单株产量、穗粒重、千粒重、单株穗数、主穗收获指数和收获指数亦呈显著和极显著的负相关, 相关系数分别为 $-0.39^{*}$ 、 $-0.51^{**}$ 、 $-0.41^{*}$ 、 $-0.57^{**}$ 、 $-0.65^{**}$ 、 $-0.45^{*}$ 。在第 2 播期的环境条件下, 热感指数和农艺性状的关系与大棚升温处理的表现基本一致。在升温处理环境条件下, 穗粒重和千粒重的热感指数和生物产量相关没有达到显著水平, 而在第 2 播期环境条件下, 千粒重和穗粒重的热感指数和主穗生物产量和生物产量均达到极显著水平, 相关系数分别为 $-0.57^{**}$ 、 $-0.55^{**}$ 、 $-0.49^{*}$ 、 $-0.71^{**}$ 。千粒重热感指数和植株总重也达到显著负相关( $r = -0.53^{**}$ )。

#### 2.4 千粒重热感指数与几何平均产量的相关分析

为了进步研究耐热性与产量性状的关系, 对不同胁迫环境条件下单株产量和穗粒重的几何平均数(GM)和千粒重热感指数进行了相关分析(表 4), 结果表明在升温处理和第 2 播期 2 个环境条件下单株产量和穗粒重两性状几何平均数彼此相关均达到极显著水平。在升温处理环境条件下, 单株产量和穗粒重两个性状的几何平均数彼此正相关, 但和各个环境条件下的千粒重感热指数的相关均未达到显著水平, 说明热感指数和 GM 两个性状对热胁迫具有不同的生物学反应。因此, 在这种环境条件下选育较高的 GM 和适度的热感指数, 有助于提高品种的耐热性而不显著降低产量。在第 2 播期的环境条件下, 单株产量和穗粒重的几何平均数和该环境的热感指数呈显著负相关, 相关系数分别为 $-0.42^{*}$ 和 $-0.93^{**}$ , 说明在该环境胁迫条件下, 对穗粒重和单株产量进行正向选择, 有助于提高品种的产量潜力, 而不会降低品种的耐热性。第 3 播期的结果和第 2 播期的结果相似, 第 4 播期穗粒重的几何平均数和该期的热感指数之间相关未达到显著水平。不同胁迫环境条件下的热感指数相关分析表明升温处理的热感指数和第 2、3 播期的热感指数之间均达到极显著正相关( $r = 0.70^{**}$ ,  $r = 0.50^{**}$ ); 第 2 播期和

第3播期的感热指数的相关系数也达到显著水平( $r=0.44^*$ );而这3个胁迫环境的热感指数和第4播期的热感指数均未达到显著水平,说明第4播期的环境胁迫条件,由于胁迫强度高,不适宜耐热性的评价。

表4 不同环境的几何平均产量与千粒重热感指数的相关分析

性状	GM Y1	GM K1	GM Y2	GM K2	GM K3	GM K4	S1	S2	S3	S4
GM K1	0.79**	1								
GM Y2	0.70**	0.68**	1							
GM K2	0.66**	0.88**	0.84**	1						
GM K3	0.11	0.44*	0.54**	0.55**	1					
GM K4	0.30	0.47*	0.34	0.45*	0.55**	1				
S1	-0.17	-0.29	-0.42*	-0.44*	-0.21	-0.05	1			
S2	0.02	-0.03	-0.42*	-0.39*	-0.15	0.14	0.70**	1		
S3	0.07	-0.66**	-0.37	-0.33	-0.75	-0.45*	0.50**	0.44*	1	
S4	0.18	0.36	0.22	0.27	0.10	-0.30	-0.19	0.12	0.14	1

GM 表示几何平均数, Y 表示单株产量, K 表示穗粒重, S 表示千粒重热感指数; 1, 2, 3, 4 分别代表人工升温及第 2, 3, 4 播期环境。

### 3 讨论

我国的大部分小麦种植区, 在小麦生长发育后期, 尤其是在籽粒的灌浆期经常出现高于 30 的高温天气, 有时还伴随诸如干热风 and 干旱等逆境因子的互作, 对小麦的正常生长发育, 特别是籽粒的干物质积累产生明显的影响。据 Wiegand 等(1981)的研究, 小麦灌浆期日均气温 15.8~27.7 范围内, 温度每升高 1, 可使粒重平均下降 2.8 mg<sup>[15]</sup>。我们的研究也发现, 人工升温 and 分期播种方法都能给小麦的生长发育提供不同程度的热胁迫环境, 在不同的胁迫环境中, 小麦的产量性状及其构成因素都受到显著影响。其中, 单株产量、穗粒重、千粒重对高温胁迫反应最为敏感, 株高、穗长、穗粒数、小穗数等性状随热胁迫强度的增加也显著下降。小麦耐热性是一个复杂的遗传现象, 对该性状的遗传改良的当务之急是确定客观的快速鉴定方法和适合的选择指标。室内人工模拟大田的高温胁迫环境, 试验结果精确, 但投资大且不能对大量试验材料进行鉴定和选择; 室内采用 MT 或 TTC 等方法虽能一定程度上反映品种耐热性差异, 但不能反映基因型产量潜力及在不同环境条件下的胁迫反应, 也不能对品种选育的低代材料进行鉴定。而借助自然条件, 采用分期播种 and 不同地点环境互作的方法, 既能提供不同的热胁迫环境, 又能在这种环境条件下进行大量材料的耐热性评价。本试验的研究结果也显示, 在大棚升温处理和分期播种的各环境条件下基因型的耐热性表现出了明显差异, 且随着热胁迫强度的增加耐热性的变异范围逐渐减小, 认为在籽粒灌浆后期进行人工高温胁迫 and 分期播种的第 2 播期, 既能提供适度的高温胁迫又能使基因型的遗传差异充分表现是理想的热胁迫方法。不同环境条件的穗粒重热感指数的相关分析结果也表明升温处理、播期 2、播期 3 环境条件下不同基因型热感指数呈显著或极显著正相关, 而与第 4 播期的热感指数相关不显著。说明第 4 播期环境不适合于耐热性鉴定。作为耐热性评价指标, 感热指数是基因型热胁迫环境与正常环境条件下产量或产量构成因素变化的量度, 能客观地反映不同基因型耐热性的

遗传差异。但对该性状进行正向选择,可能遗失具有较高产量潜力而且有较高耐热性基因型。因此,本研究提出了几何平均产量和感热指数结合来评价和改良小麦耐热性更有益于小麦耐热性育种的实际操作。

### 参 考 文 献

- 1 金善宝. 小麦生态理论与应用. 杭州: 浙江科技出版社, 1992
- 2 北方小麦干热风科研协作组. 小麦干热风. 北京: 气象出版社, 1988
- 3 Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci*, 1981, 21: 43~ 47
- 4 Chowdhury S I, Wardlaw I F. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust J Agric Res*, 1978, 29: 205~ 223
- 5 Corbellini M, Canevar M G, Mazza L, Ciaffa M, Lafiandra D, Borghi B. Effect of the duration and intensity of heat shock during grain filling on dry matter and protein accumulation, Technological quality and protein composition in bread and durum wheat. *Aust J Plant Physiol*, 1997, 24: 245~ 250
- 6 Gent M P N. Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. *Agron J*, 1994, 86: 159~ 167
- 7 Haley S D, Quick J S. Early-generation selection for chemical desiccation tolerance in winter wheat. *Crop Sci*, 1993, 33: 1217~ 1223
- 8 Hunt C F, der Poorten G. Post anthesis temperature effects on duration and rate of grain filling in some winter and spring wheat. *Can J Plant Sci*, 1991, 71: 609~ 671
- 9 Jenner C F. Effects of exposed of wheat ears to high temperature on dry matter accumulation and carbohydrate metabolism in the grain of two cultivar 2 Carry over effects. *Aust J Plant Physiol*, 1991, 21: 17~ 22
- 10 Keeling P L, Wood J R, Tyson R H. Starch biosynthesis in developing wheat grain. Evidence against the direct involvement of triose phosphates in the metabolic pathway. *Plant Physiol*, 1988, 87: 311~ 319
- 11 Nicolas M E, Turner N C. Use of chemical desiccant and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crop Res*, 1993, 31: 155~ 171
- 12 Palta J A, Kobata T, Turner N C, Fillery I R. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Sci*, 1994, 34: 118~ 124
- 13 Stone P J, Nicolas M E. Wheat cultivars vary widely in their response of grain yield and quality to short period of post-anthesis heat stress. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21: 887~ 900
- 14 Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbohydrate storage and mobilisation by culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose phosphate synthase. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21: 255~ 271
- 15 Wiegand C L, Cuellar J A. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci*, 1981, 21: 95~ 101