

# 小麦叶片的非顺序衰老\*

张嵩午\*\* 王长发

西北农林科技大学理学院低温植物研究室, 杨凌 712100

**摘要** 通过数年来对一类具有叶片非顺序衰老小麦的观察和它们的冠温以及若干重要形态、生理、产量参数的测定, 发现: (1) 自然界存在极少数小麦其大部分茎生叶片的衰老顺序和一般小麦不同, 即最晚衰老的叶片不是人们熟知的旗叶而是倒2叶; (2) 和这种特殊的衰老状态相伴随, 在结实后期出现了顶层叶黄、邻层叶绿的叶色结构, 和一般小麦的顶层叶绿、邻层叶黄完全相反, 另外, 冠层温度表现出以冷收尾的显著特征, 叶片的叶绿素含量、气孔导度、净光合速率也随着生育期的向前推进出现了叶片呈非顺序衰老者其旗叶被倒2叶反超的异常状况; (3) 在上述生理过程作用下, 粒重亦发生了变化, 即叶片非顺序衰老茎上的籽粒明显较重, 由此带动这类小麦的粒重亦比一般叶片顺序衰老小麦有普遍上升, 这和不同于传统灌浆模式的“接力式”灌浆机制有密切关系; (4) 叶片非顺序衰老小麦的发现对长期困扰小麦生产的早衰问题的解决、颇有希望的冷型小麦的培育以及小麦产量的进一步提升可能提供了一种新的思路和途径。

**关键词** 小麦 叶片衰老 顺序和非顺序 冠温 若干生物学参数

从20世纪80年代至今, 作者对冷型态小麦和冷尾态小麦<sup>[1,2]</sup>进行了研究。所谓冷型态小麦是指整个结实期间(开花至成熟)与当地生产上长期使用、产量较高、尤其稳定性突出的品种相比, 冠层温度相当或持续偏低的小麦。小麦冠层温度有多种状态, 如果小麦在成熟前的一段时间而不是结实的全程偏冷, 则此种小麦称为冷尾态小麦。与冷型态小麦的结实全程偏冷相对应, 它们在一些重要生物学性状上占有优势, 尤其在代谢功能和细胞结构方面较为突出, 且具有广幅生态适应性。冷尾态小麦稍逊, 但由于其在成熟前的一段时间偏冷, 活力较好, 可以有力化解早衰带来的种种弊端, 因而也不失为一种较好的类型。在争取小麦进一步高产、稳产中, 上面两类温度状态的小麦都有较高的研究和利用价值。作者在研究这两类小麦时发现, 自然界有极少数小麦, 其叶片的衰老顺序出现异常, 即不是人们通常见到的依叶龄之不同自下而上顺序衰

老<sup>[3,4]</sup>, 而是在自下而上的衰老中发生逆转, 出现了最晚衰老的叶片不是旗叶而是其下的倒2叶这种非顺序衰老状况。此状况最显著的表现特征是叶色的变化。人们普遍认为, 由绿变黄是植物衰老最重要的标记<sup>[5-11]</sup>, 因而, 它们在结实后期表现为明显的顶层叶黄、邻层叶绿(上黄下绿), 和一般叶片顺序衰老小麦的顶层叶绿、邻层叶黄(上绿下黄)完全相反, 呈倒置性叶色结构。前人在研究小麦叶色呈上绿下黄分布的同时还进一步研究了小麦上下位叶片在生理参数和细胞结构方面的变化。结果表明, 灌浆结实期间叶片的功能期自下而上渐次延长<sup>[12,13]</sup>, 叶片的叶绿素含量自下而上顺序降低<sup>[14-17]</sup>, 叶绿素 *a/b* 比值则是上位叶高于下位叶<sup>[14,16]</sup>。光合作用亦显示出叶片的顺序衰老现象, 上位叶和下位叶相比, 光合速率较高, 且下降开始的时间较晚<sup>[14-16]</sup>。叶片叶肉细胞结构的研究也表明<sup>[18-20]</sup>, 随着叶位上升, 叶肉细胞结构有复杂化的

2009-01-21 收稿, 2009-02-13 收修改稿

\* 国家自然科学基金资助项目(批准号: 30270766, 30470333)

\*\* E-mail: coldwheat@hotmail.com

倾向,即多环叶肉细胞的类型增多,且旗叶中多环叶肉细胞最多;叶肉细胞变小,单位叶面积中叶肉细胞的数目和单个叶肉细胞中叶绿体数日均有增加,叶绿体基粒片层的数目增多等。那么,对于叶片非顺序衰老小麦,它们在一些重要形态和生理、产量参数方面有何特点,其理论和实践意义何在,作者进行了初步探讨。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验设计

对小麦叶片非顺序衰老现象的观察始于2002年,从2005年秋开始至2008年夏的3个小麦生长季进行了小麦叶片的顺序和非顺序衰老比较试验,以探讨非顺序衰老小麦的有关特点和规律。实验地点位于中国渭河谷地头道塬的西北农林科技大学农作试验站,该站位于东经 $108^{\circ}04'$ ,北纬 $34^{\circ}20'$ ,海拔505 m,属中国最重要的小麦产区——黄淮平原冬麦区,为暖温带半湿润气候,年平均气温 $12.9^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量623.2 mm。

小麦材料选用5个具有叶片非顺序衰老现象的小麦即叶色呈倒置分布的小麦,为叙述方便起见,简称为倒置小麦,它们是:温麦19、小偃503、新麦13、96(1)和CP03(213)S<sub>2</sub>。如果小麦叶片为顺序衰老,则简称为正置小麦,它们是当前小麦的主流,为和倒置小麦在粒重上进行比较,试验区内也安排了16个这样的品种。目前发现的这些倒置小麦,并不是所有的茎生叶都呈非顺序衰老状态,即上述5个材料着生非顺序衰老叶片的茎平均约占全部茎数的77%,最高的比如小偃503可占到90%以上,其余少数茎则着生着顺序衰老叶片。同样,为叙述方便起见,将着生非顺序衰老叶片即叶色呈倒置分布的茎简称为倒置茎;将着生顺序衰老叶片即叶色呈正置分布的茎简称为正置茎。为了了解上述小麦材料在冠温上的特点,试验区还种植了长期以来作为比对的标准品种小偃6号<sup>[1]</sup>。

小麦种植规格是:前作为空茬,肥力为当地中上等水平,即施基肥、追肥后每公顷约有7500 kg籽粒产出;参试材料随机区组排列,重复3次;每小区5行,行长1.4 m,行距0.23 m,株距0.03 m,于10月上旬(当地最佳播期)点播;灌水、施肥、

中耕、灭草及防治病虫害等田间管理措施按黄淮平原冬麦区品种比较试验的要求进行。

### 1.2 观测记载

冠层温度:观测所用仪器为BAU-I型红外测温仪,该仪器的分辨率为 $0.1^{\circ}\text{C}$ ,精度为常温 $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ,响应时间2~3 s,视场角 $5^{\circ}$ ,比辐射率0.95;观测时间以小麦结实期间午后13:00~15:00时各小麦材料冠温差异最明显时为主,每隔1~2 d将全部参试材料测定1次;测定采用农田小气候观测常用的往返观测法<sup>[21]</sup>。观测时特别注意测点的代表性(尤指植株的高度、密度和病虫害危害状况),并小心避开裸地的影响。

叶色:据田间小麦叶片的自然形态,定出9级叶色标准,它们是:1级,深绿;2级,绿;3级,浅绿;4级,淡黄绿;5级,黄绿;6级,绿黄;7级,淡绿黄;8级,黄(不干)和9级枯黄(干枯)。对参试材料的叶色进行定茎、定叶观察,从开花期起,1次/3 d,自上而下,逐叶和标准叶色比对,重复3次。如果叶色介于两个级别之间,比如在3和4级之间,则记为3.5级。

绿叶数:在本研究中,绿叶数均指小麦某个生育期每茎上的绿叶数目。考虑到叶片同化物的输出功能是以每个叶片上绿色叶面积降至30%为终点<sup>[22]</sup>,因而,当某个叶片的绿色叶面积等于或小于上述指标时则不再作为绿叶进行记载。

叶绿素含量:从开花期起,每隔6 d采样1次,前后共4次,直到结实后期。对参试小麦倒置茎和正置茎上各个叶位的叶片(旗叶、倒2叶和倒3叶)进行了采集,每个材料、每个重复、每个叶位取样3片,则3个重复每个叶位共取样9片。分析时用80%丙酮液对取样材料浸提,后用美国Beckman公司生产的DU-7紫外-可见分光光度计按分光光度法<sup>[23]</sup>测定。

气孔导度和净光合速率:从乳熟前期起,每隔6 d测定1次,前后共3次,在结实后期结束。田间测定除选择天气晴好且云量、云状稳定的日期外,测定时段亦安排在9:00~11:00时光合作用基本处于稳态之后。所选样本分别来自参试小麦倒置茎和正置茎上各个叶位的叶片(旗叶、倒2叶和倒3叶),并在测定前一日仔细选取符合叶色分布特征的叶片

标记,以备第2日测定之用.为进一步保证测定结果的可比性,同一小麦倒置和正置茎上各叶位叶片均分别重复取样3次,且倒置茎和正置茎间按相互交替的测定方式进行.所用仪器为美国LI-COR公司生产的LI-6400型便携式光合测定系统.

### 1.3 数据处理

对每个小麦材料、每个叶位叶片重复3次所测定的数据进行算术平均,并将其值作为该叶位叶片该次测定的平均值,同时计算了数据的标准差.

有关粒重数据差异显著性水平的判断采用 $\chi^2$ 检验法<sup>[21]</sup>进行.

倒置小麦千粒重的计算:先分别称量倒置小麦所含倒置茎和正置茎上籽粒的千粒重,然后据前者 and 后者粒数所占该小麦总粒数的百分比率,分别赋予这两部分籽粒一定的权重,最后按加权法<sup>[21]</sup>求算之.

## 2 结果与分析

参试小麦的冠温、叶色及一些重要生理、产量参数的变化具有共同特征.特以小麦材料中的96(1)为例,对倒置茎和正置茎上叶片有关生物学特性的变化以及粒重差异进行详细比较.

### 2.1 冠层温度

图1为结实期间参试5个小麦材料依日序变化图.所谓日序指观测日的顺序,每相邻两次观测相隔1-2d.图中横轴代表日序,纵轴代表冠层温度差,即5个材料分别与标准品种的冠层温度差值,如果温差点落在横轴以下或轴上,则表示冠层偏冷;如果温差点落在横轴以上,则表示冠层偏暖.

从图1看出,(a)和(d)中的温差曲线呈前暖后冷态,(b)和(c)中的曲线呈冷暖相间以冷结尾态,(e)中的曲线呈冷型态.尽管5个小麦的温差曲线各异且冷尾的长短也不相同,但在成熟前总有一段“冷”的时间域却是完全一致的,这是倒置小麦在冠温变化上的基本特征.它说明,这类小麦在结实后期总能维持和“冷”相匹配的较好的活力状态,这对克服小麦早衰对灌浆结实带来的有害影响、促进籽粒充实十分有利<sup>[1,2]</sup>.当然,一个小麦材料“冷”的时间域如果能扩大到结实中期甚至如图1(e)所展示的结实前期,则更会对中期的灌浆结实

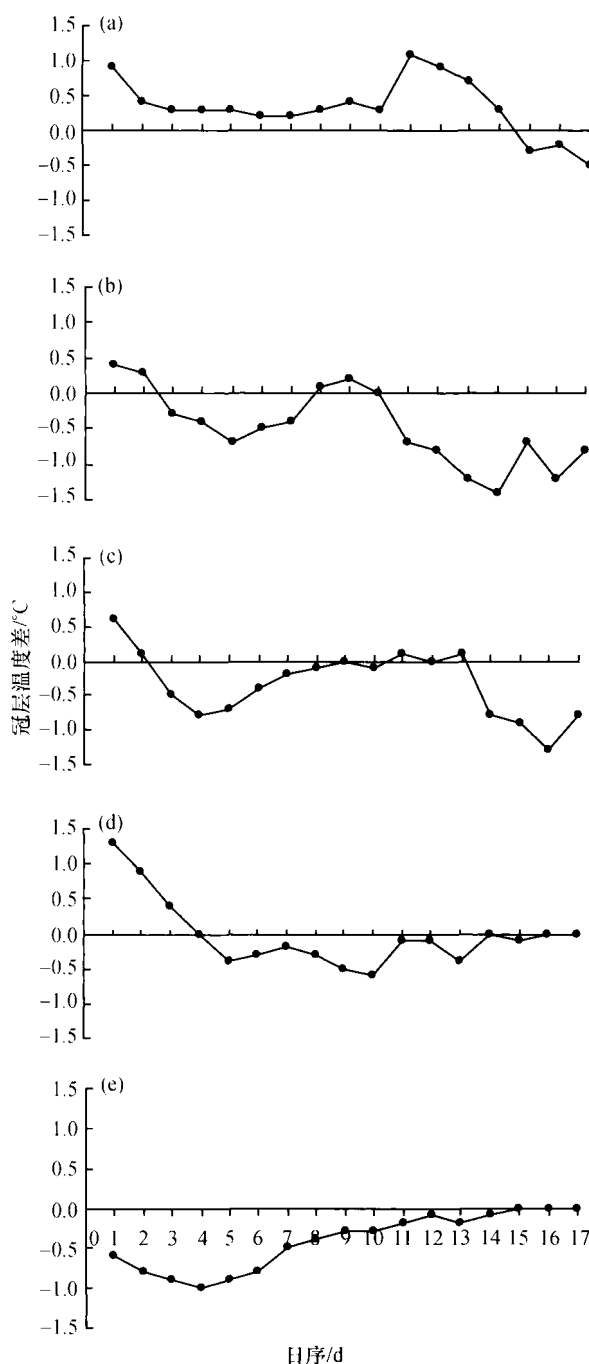


图1 5个小麦材料结实期间冠温的变化  
(a) 温麦19; (b) 小偃503; (c) 新麦13;  
(d) 96(1); (e) cp03(213)S<sub>2</sub>

甚至开花后籽粒的形成有益<sup>[1,2]</sup>.

### 2.2 叶色和绿叶数

图2显示了参试小麦96(1)从开花期起到成熟期止倒置茎和正置茎上旗叶、倒2叶和倒3叶叶色

变化的全过程。

从图2看出,从开花期(05-07)起,随着生育期的推进,无论倒置茎还是正置茎上的旗叶、倒2叶、倒3叶,绿色均逐渐减退,但是,图2(a)所显示的倒置茎上的叶片虽然在开花后一段较长的时间内旗叶绿色最为浓重、倒2叶次之、倒3叶更次的格局还较稳定,可当进展到乳熟后期(05-23)时,旗叶的绿色开始迅速减退并在面团期(05-27)呈现出叶色比倒2叶明显偏黄且较快趋于干枯的态势。图2(b)正置茎上的叶片则从开花到成熟,旗叶较倒2叶、倒2叶较倒3叶偏绿的态势始终不变,这和人们经常看到的叶片顺序衰老小麦各叶位叶色的变化规律完全一致。另外,图2还清楚显示,结实后期(从面团期始到成熟),倒置茎上的旗叶比正置茎上的明显偏黄,而倒置茎上的倒2叶则比正置茎上的明显偏绿,甚至倒置茎上的倒3叶亦有此种趋向,这些都促成了倒置茎叶色上黄下绿、正置茎叶色上绿下黄结构的出现。

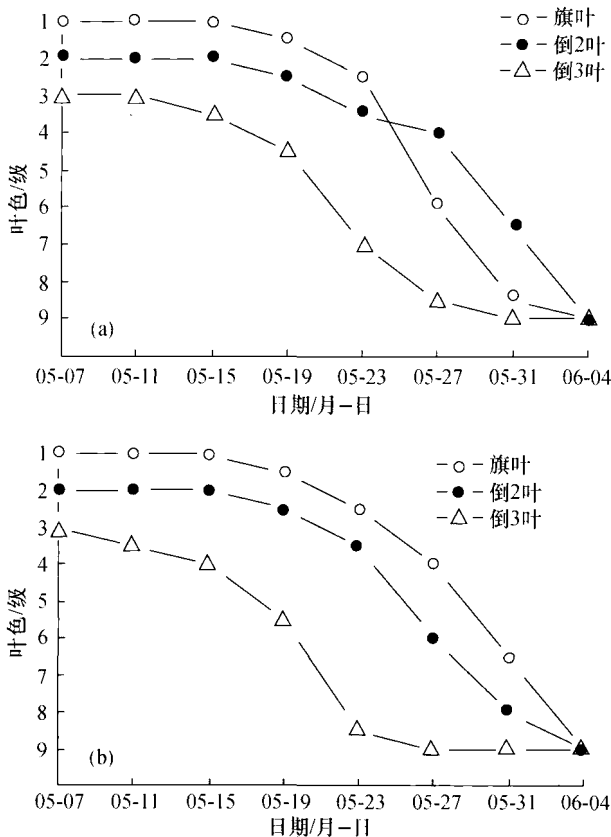


图2 结实期间顶三叶叶色的变化  
(a) 倒置茎; (b) 正置茎

据观测,在结实后期,当参试小麦96(1)倒置茎上的旗叶枯黄时,每百茎上仍有71片倒2叶为绿叶,倒3叶为绿叶者也达50片,成熟时则全部干枯。正置茎上旗叶枯黄的时间比倒置茎旗叶迟约1-2d,这时,其茎上的倒2、3叶已分别早于旗叶约1-2d和8-9d枯亡。正置小麦叶色的变化也和倒置小麦正置茎上的变化一样,因而,不论小麦处在正常天气还是灾害性天气下,结实后期的倒置小麦总是呈现出“青秆黄穗”的景象,而正置小麦除少数早衰轻甚至不早衰的外,一般总是早衰较重,呈现出过早枯黄或叶黄穗绿的景象。

### 2.3 叶绿素含量

图3显示了参试小麦96(1)从开花期起到结实后期止倒置茎和正置茎上旗叶、倒2叶和倒3叶绿素含量变化的过程。

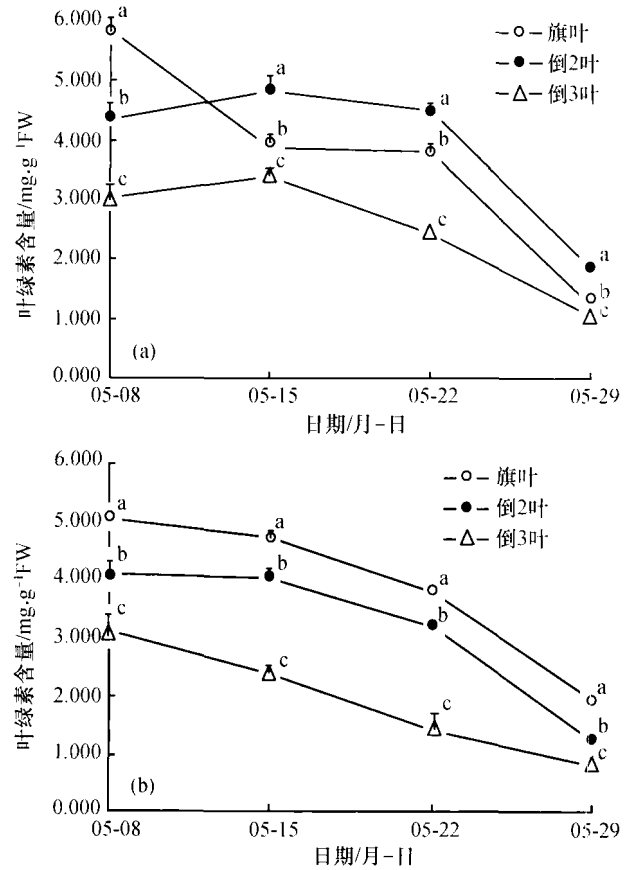


图3 结实期间顶三叶绿素含量的变化  
(a) 倒置茎; (b) 正置茎

图中的不同小写英文字母 a, b, c 代表数据差异为显著水平 ( $P < 0.05$ ), 以下各图同

从图3看出,从开花期(05-08)起,倒置茎和正置茎上各叶位叶片的叶绿素基本上均经历了逐渐降解的过程,直到结实后期(05-29)。但是,图3(a)显示,倒置茎上旗叶叶绿素含量降低较快,最初(05-08),其含量还依旗叶、倒2叶和倒3叶的顺序从高到低排列,但乳熟中期(05-15),旗叶的含量反比倒2叶为低并一直维持到终点,这和图2(a)相呼应,即旗叶的叶色亦在一定时期出现了比倒2叶色黄的状况。不过,旗叶叶绿素含量较倒2叶为低及其叶色较倒2叶为黄的时间并不同步而有时间上的错位,随着生育期的推进,两者的同步性越来越好,叶色对叶绿素含量的指示意义也就越来越强。图3(b)中正置茎上各叶位叶片叶绿素含量的变化则较为单调,从始至终,旗叶较倒2叶、倒2叶较倒3叶叶绿素含量为高的格局始终不变,且在结实后期,倒2、3叶的叶绿素含量比倒置茎倒2、3叶较低,这和结实后期倒置茎叶色上黄下绿、正置茎叶色上绿下黄亦形成呼应。所有正置小麦叶片叶绿素含量的变化亦遵循倒置小麦正置茎上各叶位叶片含量的变化规律。

### 2.4 气孔导度

图4反映了参试小麦96(1)从乳熟前期起到结实后期止倒置茎和正置茎上旗叶、倒2叶、倒3叶气孔导度的变化状况。

图4表明,从乳熟前期(05-14)到面团期(05-28),倒置茎和正置茎上各叶位叶片的气孔导度均遵循从大到小的变化规律,但图4(a)显示,倒置茎上旗叶的气孔导度在面团期(05-28)发生了显著变化,即此前一直为旗叶>倒2叶>倒3叶的趋势,此时却显著低于倒2叶甚至弱于倒3叶,这和图2(a),图3(a)均形成呼应。图4(b)正置茎各叶位叶片的气孔导度则从始至终显现了旗叶>倒2叶>倒3叶的趋势性规律,且在结实后期倒2、3叶气孔导度均较倒置茎的为小,这也反映了正置小麦叶片气孔导度变化的一般状况。

### 2.5 净光合速率

图5展示的是参试小麦96(1)从乳熟前期起到结实后期止倒置茎和正置茎上旗叶、倒2叶、倒3叶净光合速率的变化状况。

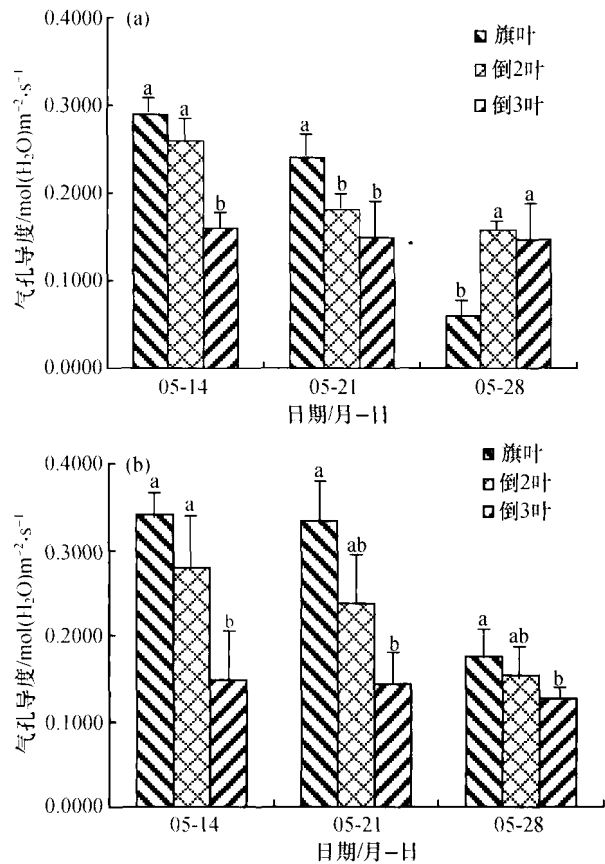


图4 结实期间顶三叶气孔导度的变化  
(a) 倒置茎; (b) 正置茎

图5显示,从乳熟前期(05-14)到面团期(05-28),倒置茎和正置茎上各叶位叶片的净光合速率亦呈逐渐减小的趋势,但倒置茎上旗叶的净光合速率在面团期(05-28)有明显改变,即此前一直趋向于旗叶最大、倒2叶居中、倒3叶最小,此时却显著低于倒2叶,甚至还比倒3叶为弱,这和图2(a),图3(a),图4(a)中形态及生理参数的变化趋势相同。图5(b)正置茎各叶位叶片净光合速率的变化则仍显现出旗叶最大、倒2叶居中、倒3叶最小的趋势,始终未有改变,且倒2、3叶净光合速率明显较倒置茎的为小,这和正置小麦净光合速率的变化动态趋同。

叶片的净光合速率备受关注,因为它反映了叶片作为籽粒养分供应的主源制造及输出光合产物的潜在能力,因而,倒置茎和正置茎上各叶位叶片在净光合速率上的明显不同势必会对籽粒尤其粒重产生重要影响。

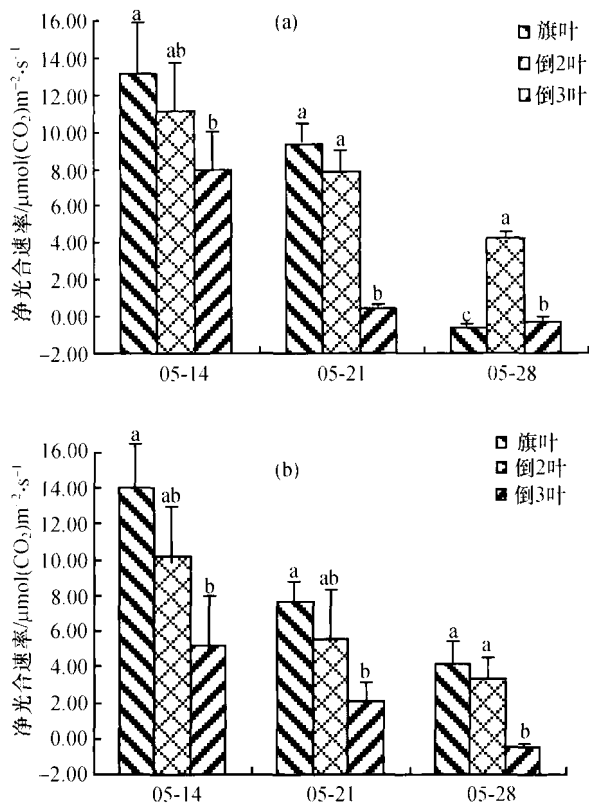


图5 结实期间顶三叶净光合速率的变化  
(a) 倒置茎; (b) 正置茎

## 2.6 粒重

表1列出了5个参试小麦倒置茎和正置茎上籽粒千粒重的对比情况。

表1 倒置小麦倒置茎和正置茎千粒重的比较

材料	倒置茎 千粒重/g	正置茎 千粒重/g	倒置者比正置者 高出的百分率/%	加权平均
温麦 19	50.0	48.0	+4.17	49.8
小偃 503	49.8	46.9	+6.18	49.6
新麦 13	50.6	46.0	+10.00	49.2
96(1)	47.8	45.5	+5.05	46.8
CP03(213)S <sub>2</sub>	44.3	43.3	+2.31	44.0
平均	48.5	45.9	+5.66	47.9

对倒置小麦内倒置茎和正置茎千粒重的差异性进行 $\chi^2$ 检验,  $\chi^2=9.604$ , 因 $\chi_{0.01}^2=6.635$ , 则 $\chi^2 > \chi_{0.01}^2$ , 差异达极显著水平。

从表1看出, 倒置茎比正置茎千粒重平均高出5.66%, 最高的可达10.00%。这说明, 叶片非顺序衰老小麦倒置茎上叶片特殊的衰老状态为养分向籽粒库的输送以及籽粒重量的增加创造了良好条件, 这是值得进一步探讨的。另外, 在倒置茎籽粒

明显增重的带动下, 包括正置茎籽粒在内的整个籽粒的加权平均千粒重也有明显提高, 和试验区内16个叶片顺序衰老小麦相比, 非顺序小麦的千粒重平均高出7.36%, 因而, 该问题不但在理论上值得研究, 实践上也颇具探索价值。

## 3 讨论

以上阐述表明, 倒置茎所以比正置茎上的籽粒较重, 和前面阐明的倒置茎上旗叶的一些重要生理参数在结实后期较快减弱并致叶片很快枯亡以及倒2叶和部分倒3叶在该时期仍能维持相对较好的活力有关, 这时正置茎上的旗叶亦维持时间不长, 尤其倒2、3叶更是较早枯黄, 这不能不对籽粒的充实产生影响, 在下面提及的籽粒灌浆速率上就有明显反映。

从开花到面团期前, 5个参试小麦倒置茎籽粒的平均灌浆速率为每1000粒1.5437g, 正置茎籽粒的平均灌浆速率为1.4650g, 前者比后者高出5.37%, 若叶片非顺序衰老小麦和前述16个叶片顺序衰老小麦相比, 则平均灌速更可高出6.87%; 从面团期始到成熟, 倒置茎籽粒的平均灌浆速率为每1000粒0.5926g, 正置茎籽粒的平均灌浆速率为每1000粒0.5545g, 前者比后者高出7.84%, 同样, 若和前述16个叶片顺序衰老小麦相比, 则叶片非顺序衰老小麦的平均灌速更可高出11.92%。开花-面团期前, 这是小麦形成粒重的主要阶段, 倒置茎籽粒明显灌浆较快的状况说明, 倒置茎上的旗叶在该阶段出现了光合产物以比正置茎旗叶较快的速率向籽粒库的大量转移, 这似乎和倒置茎旗叶由此而引起的营养缺乏并在这一阶段结束时开始迅速变黄、衰老相关<sup>[4,25]</sup>, 这对倒置茎粒重明显较高起了关键作用。因而可以这样认为, 旗叶的早衰促进了籽粒的增重。在面团期始-成熟段, 倒置茎上的倒2叶和部分倒3叶仍能维持较好的活力, 显然, 这构成了结实最后阶段倒置茎籽粒仍较正置茎籽粒灌浆为好的生理基础。至于倒置茎上旗叶早衰而倒2叶和部分倒3叶活力较好的深层次原因则需从代谢、激素调节以及与之有关的衰老机理方面进一步研究。

由上述可知, 在开花到成熟的全结实过程中, 从充实籽粒的叶源来看, 叶片非顺序衰老小麦实际存在两个中心, 开花到面团期前以旗叶为主, 面团期始到成熟随着旗叶的迅速衰亡则以倒2叶为主,

形成了一种“接力式”的灌浆机制，它和自然界大量存在的叶片顺序衰老小麦有很大不同，此类小麦的显著特征是旗叶作为向籽粒输送养分的主源其作用始终贯穿结实全过程，倒2、3叶则在结实前、中期起到一定的协同作用后便在结实后期先于旗叶衰亡，因而，在大多数小麦的旗叶活力缺乏、后劲不足的情况下容易出现灌浆“疲劳”，这是对产量有较大影响的早衰所以经常出现的主因。在解决这一问题时，以往人们专注于叶片尤其旗叶功能期的延长，这似乎成了一种思维定势，而叶片非顺序衰老小麦的发现则有可能提供一种新的思路，即“接力式”的灌浆模式，在面团期以前应充分发挥以旗叶为中心的各叶片的作用，而从面团期开始到成熟则应使中心转移，充分发挥倒2叶以及部分倒3叶的作用，以致到了结实后期最易发生早衰时仍能使籽粒在养分的注入上获得后期叶源的较好支撑。这种思路对于培育高产小麦品种时实现灌浆模式的多元化可能会有新的启示。

在争取小麦更高更稳产量的努力中，冷型小麦<sup>[26]</sup>是一种有希望的类型，但它对冠温的要求较严，即偏低的冠温应贯穿结实始终，且随着年代的转换应基本维持这一水平。叶片非顺序衰老小麦的发现为冷型小麦的培育提供了一条新的途径，因为这类小麦从结实中期或后期起到成熟的偏低冠温是较易实现的，而结实前期到中期偏低冠温的实现从技术层面看亦无大的障碍，于是，通过培育非顺序衰老小麦就有可能进一步加速冷型小麦的问世，并实现小麦新水平的高产、稳产，这是值得思考和尝试的。

### 参 考 文 献

- Zhang SW. Concept, characteristics and future of cold type wheat. *Science Foundation in China*, 2007, 15(1): 51-56
- Zhang SW, Wang CF. Research status quo and future of low temperature wheat genotypes. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 7(12): 1413-1422
- Feller U. Proteolytic enzymes in relation to leaf senescence. In: Dalling M J, cd. *Plant Proteolytic Enzymes*. Vol 2. Boca Raton: CRC Press, 1986, 49-68
- 沈成国, 关军锋. 植物衰老生理与分子生物学. 北京: 中国农业出版社, 2001, 8-15, 31-33
- Inada N, Sakai A, Kuroiwa H, et al. Three-dimensional analysis of the senescence program in rice (*Oryza sativa* L.) coleoptiles. *Planta*, 1998, 206(4): 585-597
- Van Staden J, Cook EL, Nooden LD. Cytokinins and senescence. In: Nooden LD, Lepold AC, eds. *Senescence and Aging in Plants*. San Diego: Academic Press, 1988, 281-328
- Leopold AC, Kamien EN, Janick J. Experimental modification of plant senescence. *Plant Physiology*, 1959, 34(5): 570-573
- 曾浙荣, 台建祥, 赵双宁. 小麦品种衰老类型的比较研究. *作物学报*, 1988, 14(3): 236-241
- 肖凯, 王殿武, 张荣铎, 等. 小麦叶片衰老生理变化的研究. *国外农学 - 麦类作物*, 1994(1): 46-48
- 袁政, 张大兵. 植物叶片衰老的分子机制. *植物生理学通讯*, 2002, 38(4): 417-422
- 刘道宏. 植物叶片的衰老. *植物生理学通讯*, 1983, (2): 14-19
- Zhang SW, Wang CF. Study on wheat cold source and its characters. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1(2): 132-137
- Zhang SW, Wang CF, Feng BL, et al. Some traits of low temperature germplasm wheat under extremely unfavorable weather conditions. *Progress in Natural Science*, 2001, 11(12): 911-917
- Patterson TG, Moss DN. Senescence in field grown wheat. *Crop Science*, 1979, 19(5): 635-640
- Zhang SW, Miao F, Wang CF. Low temperature wheat germplasm and its leaf photosynthetic traits and structure characteristics. *Progress in Natural Science*, 2004, 14(6): 483-488
- 陆定志, 傅家瑞, 宋松泉. 植物衰老及其调控. 北京: 中国农业出版社, 1997, 40-41, 151-155
- 李韶山, 周嘉槐. 小麦叶片衰老过程中的代谢变化. *安徽师范大学学报*, 1990, 13(3): 37-42
- 段续川, 许霖庆, 左宝玉, 等. 小麦叶片细胞的研究 - 冬小麦个体发育过程中叶肉细胞及其他类型细胞结构变化的观察. *植物学报*, 1974, 16(3): 254-261
- 左宝玉, 段续川. 冬小麦不同层次叶片叶绿体超微结构及其功能的研究. *植物学报*, 1978, 20(3): 223-228
- 苗芳, 张嵩午. 小麦植株发育过程中顶三叶结构的变化特征. *西北农林科技大学学报*, 2004, 32(10): 15-19
- 国家气象局. 农业气象观测规范(下卷). 北京: 气象出版社, 1993, 128-131
- 黄志仁, 龚荐, 封福如. 用<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>示踪研究小麦叶片早衰对籽粒产量的影响. *作物学报*, 1981, 7(1): 27-33
- 赵春江. 数字农业信息标准研究 - 作物卷. 北京: 中国农业出版社, 2004, 409-411
- 魏淑秋. 农业气象统计. 福州: 福建科学技术出版社, 1985, 58-63, 162-165
- 武维华. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 2003, 403-405
- 张嵩午. 冷型小麦的概念 特性 未来. *中国科学基金*, 2006, 20(4): 210-214