

高 祺, 李 明, 朴 琳, 等. 拔节期弱光和渍水胁迫对春玉米光合作用、根系生长及产量的影响[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(6): 1276-1286.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.06.011

拔节期弱光和渍水胁迫对春玉米光合作用、根系生长及产量的影响

高 祺, 李 明, 朴 琳, 晏君瑶, 李 乔, 肖佳雷, 金 萍

(东北农业大学农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 为探讨弱光和渍水共同胁迫对春玉米生长发育及生理性状的影响, 2015–2016 年在东北农业大学园艺站进行盆栽试验, 以高产品种德美亚 1 号和德美亚 2 号为研究对象, 拔节孕穗期进行 10~20 d 的弱光渍水处理。结果表明, 与对照相比, 弱光、渍水胁迫导致玉米根长、根尖数和直径的降低, 伤流量下降了 65.0%~93.7%, 渍水胁迫对伤流量的影响显著。弱光+渍水胁迫使玉米叶面积平均降低 29.0%~38.5%, 超过单独弱光或渍水胁迫; 同时玉米叶片叶绿素含量平均降低 25.3%~34.5%, 高于弱光胁迫, 但是明显低于渍水胁迫。弱光+渍水胁迫使玉米干物质积累量减少 37.2%~58.1%, 超过单独弱光或渍水胁迫, 导致玉米空秆率高达 40%~70%, 穗粒数和籽粒质量明显减少, 籽粒产量减少 61.8%~75.4%。弱光+渍水胁迫导致玉米植株顶端和根端生长同时受到抑制, 根系吸收能力和叶片光合能力显著降低, 导致光合物质积累减少, 空秆率大幅增加, 穗粒数和籽粒质量均明显减少, 产量下降。

关键词: 玉米; 拔节期; 弱光; 渍水; 光合作用; 根系; 产量

中图分类号: S513.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)06-1276-11

Effects of weak light and waterlogging stress at jointing stage on photosynthesis, root growth and yield of spring maize

GAO Qi, LI Ming, PIAO Lin, YAN Jun-yao, LI Qiao, XIAO Jia-lei, JIN Ping

(College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: The main purpose of this study is to explore the inter-effects of weak light and waterlogging stress on the growth, development and physiological traits of maize. Potting experiment was conducted at the horticultural station of northeast agricultural university in 2015–2016. The high-yielding varieties Demeiya 1 and Demeiya 2 were selected as the research objects, and the weak light and waterlogging stress was performed for 10–20 days at the jointing and booting stages of maize. The results showed that compared with the control, root length, root tip number and diameter decreased under treatment of weak light and waterlogging stress and the average wound flow of maize decreased by 65.0%–93.7%. The maize leaf area decreased by an average of 29.0%–38.5% under the treatment of weak light and waterlogging, which was higher than that under the treatment of weak light or waterlogging stress alone. The maize leaf chlorophyll content decreased by 25.3%–34.5% under the treatment of weak light and waterlogging stress, which was higher than that under the treatment of weak light stress and

lower than that under waterlogging stress. The accumulation of dry matter in maize decreased by 37.2%–58.1% under weak light and waterlogging, which was higher than that under the treatment of weak light or waterlogging stress alone. The rate of bare plant was up to 40%–70%, the number of kernel and grain quality were obviously decreased, grain yield reduced by 61.8%–75.4%. The growth of maize

收稿日期: 2018-03-28

基金项目: 黑龙江省玉米超高产关键技术研究项目(2017YFD03005006-2)

作者简介: 高 祺 (1992-), 男, 山东宁津人, 硕士研究生, 研究方向为作物逆境生理。

通讯作者: 李 明, (E-mail) liming@neau.edu.cn

shoot apex and root apex was inhibited by weak light and waterlogging stress at the same time, root absorptive capacity and leaf photosynthetic capacity decreased significantly, resulting in the reduction of photosynthetic accumulation, a significant increase in empty stalk rate, a significant reduction in grain number per ear and grain quality, and a decrease in yield.

Key words: maize; jointing stage; weak light; waterlogging; photosynthesis; root; yield

东北三省是中国玉米主产区之一,2016年玉米播种面积占全国玉米总播种面积的30.3%,玉米产量占全国玉米总产量的33.9%^[1]。东北玉米带大部分是靠降雨浇灌为主的旱地,春玉米在其生长发育过程中经常受到旱涝灾害的威胁^[2]。渍涝灾害伴随着持续阴雨天气,会对作物造成弱光胁迫,使玉米产量损失严重。涝害和弱光胁迫对玉米生长的影响因品种、生育时期、环境条件不同而异^[3]。光是植物能量的来源,光照条件的改变可明显地影响光合作用,营养物质的吸收及其在植物体内的重新分配等一系列生理过程,最终影响作物的产量^[4]。植物生长期间光合有效辐射的水平可显著改变叶片的形态学、生理生化等方面的性能。弱光条件下,叶片数量变化不大,叶片变薄,叶面积指数降低^[5-6]。遮光处理使得不同基因型玉米叶片光合速率均呈下降趋势^[7]。玉米是一种不耐涝的作物,土壤湿度超过田间持水量80%时,植株生长发育即受到影响,尤其是在幼苗期表现更为明显^[8]。近年来,部分学者通过人工淹水模拟涝渍,研究涝渍对夏玉米的影响,发现涝渍胁迫条件下,夏玉米株高、茎粗、叶面积等农艺性状下降,光合性能降低,叶片失绿^[9]。前人研究多集中于单一弱光胁迫或淹渍胁迫,弱光、淹渍相结合的逆境模拟研究尚不多见。由于季风气候影响,东北地区降雨集中且强度较大,阴雨寡照和土壤淹渍常常相伴出现。因此,我们采用人工弱光渍水的方法,模拟生产中的逆境条件,探讨弱光渍水胁迫生理机制,为该地区春玉米抗逆高产栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

玉米品种为德美亚1号和德美亚2号,试验于2015年和2016年在东北农业大学园艺实验站进行。土壤为黑土,土壤基础肥力:全氮1.43 g/kg,速效钾254.55 mg/kg,速效磷33.93 mg/kg,有机质4.86 g/kg,碱解氮186.17 mg/kg,土壤pH 6.85。采用盆栽种植,塑料桶的上部直径27.5 cm,下部直径20.0 cm,高25.0 cm,底部打数个孔便于排水,每盆

装土12.5 kg。设置8个处理(表1),2015年、2016年处理相同,拔节期实施,处理20 d。弱光胁迫:使用遮光率为75%的黑色遮阳网,晴天正午光照度 3.50×10^4 lx,网内光照 0.99×10^4 lx,与阴天光照相似。渍水胁迫:使用更大规格的塑料桶套在盆栽桶外面,保持外层桶中水面低于内层桶土壤表面5 cm,以此保持渍水效果。盆栽试验每个处理15盆,每盆2株,周围种植保护行。根据需要1~2 d浇水1次。7月8日开始实施处理,分别于拔节期的7月18日(实施处理后10 d)、7月28日(实施处理后20 d)、8月7日(处理结束后恢复10 d)及成熟期(9月22日)进行调查。

表1 试验处理

Table 1 Treatments of experiment

品种	弱光处理 20 d	弱光+渍水 处理 20 d	对照	渍水处理 20 d
德美亚 1 号	T1	T3	T5	T7
德美亚 2 号	T2	T4	T6	T8

1.2 测定、调查方法

1.2.1 叶绿素含量测定 每处理选取4株代表性植株,取功能叶片鲜样0.1 g,加入95%乙醇5 ml,黑暗条件下提取24 h至叶片全部变白,于665 nm、649 nm和470 nm处测定吸光值,计算叶绿素含量^[10]。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定 取样前1 d,采用FMS-II型调制式叶绿素荧光仪测定暗适应初始荧光(F_0)、可变荧光(F_v)、PSII最大光化学效率(F_v/F_m)等叶绿素荧光参数。

1.2.3 玉米根系性状调查 将玉米根带土取出放入盆中,用水冲洗。将冲洗干净的根系放入含有水的水槽中,利用LA-S根系分析系统进行扫描分析,测量根长和根尖数等根系形态指标。

1.2.4 玉米根系伤流调查 每个处理取3株,于取样前1 d 18:00用截枝钳在距地面5 cm处快速去除地上部,套上已称质量(W_1)的装有脱脂棉的50 ml塑料管,然后密封。12 h后于第2 d早晨6:00收集木质部伤流液,并称质量(W_2)。计算伤流速率,

伤流速率 = $(W_2 - W_1) / 12$, 单位为 g/h。

1.2.5 植株叶面积、干物质积累量测定 按照公式计算叶面积: 叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 0.75。取样植株 105 ℃ 杀青 30 min, 80 ℃ 烘至恒质量后称质量, 计算干物质积累量。

1.2.6 测产与考种 每小区取 10 个果穗, 分别装入网兜, 晒干后考种测产。

1.3 数据处理

试验数据用 DPS7.05 和 Excel 软件处理。2015 年和 2016 年的试验效果相似, 2016 年测定指标较 2015 年增加了根系调查和叶绿素荧光参数, 因此以 2016 年试验结果进行分析论述。

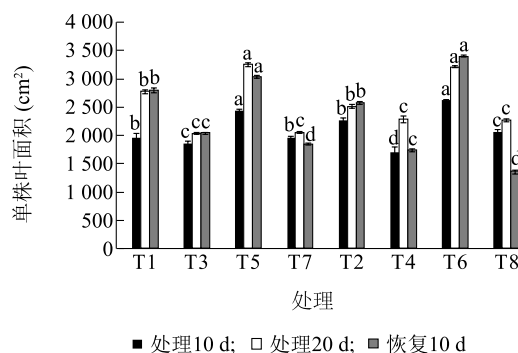
2 结果与分析

2.1 拔节期弱光渍水对玉米叶片光合能力的影响

叶片的光合能力是影响作物干物质积累的主要因素, 它包括叶面积和光合速率, 在一定范围内叶绿素含量与光合速率呈正相关关系, 因此叶绿素含量可以反映光合速率的大小。

弱光、渍水胁迫处理后, 2 个品种玉米叶面积均有不同程度的降低。德美亚 1 号弱光 (T1)、渍水 (T7) 和弱光+渍水 (T3) 处理 10 d 时叶面积较对照分别降低 20.0%、19.5% 和 24.0% (图 1), 显示弱光和渍水的影响接近, 而二者有一定的互作; 处理 20 d 时较对照分别降低 14.8%、27.0% 和 38.5%, 显示渍水的影响远大于弱光, 二者的互作更加明显; 处理结束恢复 10 d 时较对照分别降低 11.9%、39.4% 和 33.1%, 显示弱光处理有一定恢复, 而渍水处理进一步恶化。德美亚 2 号弱光 (T2)、渍水 (T8) 和弱光+渍水 (T4) 处理 10 d 时叶面积较对照分别降低 14.8%、22.4% 和 35.9%, 表明渍水的影响明显大于弱光, 这与德美亚 1 号不同; 处理 20 d 时较对照分别降低 22.0%、30.0% 和 29.0%, 表明弱光的影响增加明显, 而渍水的影响增加较少, 这也与德美亚 1 号不同; 处理结束恢复 10 d 时较对照分别降低 25.5%、60.0% 和 49.1%, 表明德美亚 2 号受渍水的影响持续。

弱光渍水胁迫后, 玉米叶片色素含量发生显著变化, 不同胁迫时间的影响不同。德美亚 1 号弱光 (T1)、渍水 (T7) 和弱光+渍水 (T3) 处理 10 d 时功能叶片的叶绿素 a 含量较对照分别降低 14.6%、17.7%、19.4%, 叶绿素 b 含量较对照分别降低 2.1%、19.6%、16.7%, 叶绿素 a+b 含量较对照分别降低



各处理见表 1。同一品种中同期数据上标有不同字母者处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$)。

图 1 拔节期弱光渍水对玉米叶片叶面积的影响

Fig.1 Effects of weak light and waterlogging stress on leaf area of maize at jointing stage

11.0%、29.0%、19.0%, 均显示渍水的影响大于弱光, 而二者有一定的互补作用, 即在弱光条件下渍水的影响减少 (表 2)。德美亚 2 号弱光 (T2)、渍水 (T8) 和弱光+渍水 (T4) 处理 10 d 时功能叶片叶绿素 a 含量较对照分别降低 4.2%、22.5%、21.1%, 叶绿素 b 含量较对照分别降低 7.4%、15.3%、15.7%, 叶绿素 a+b 含量较对照分别降低 4.8%、21.1%、20.0%。德美亚 2 号对弱光和渍水的反应与德美亚 1 号相似, 但是叶绿素 a 含量对弱光的反应明显较小, 另外色素含量上弱光与渍水的互补作用不存在。从叶绿素 a/b 看, 2 个品种对弱光和渍水的反应也不同, 德美亚 1 号对弱光的反应达到显著水平, 德美亚 2 号对弱光、渍水的反应均达到显著水平。

德美亚 1 号弱光 (T1)、渍水 (T7) 和弱光+渍水 (T3) 处理 20 d 时功能叶片叶绿素 a 含量较对照分别降低 26.6%、36.6%、35.1%, 叶绿素 b 含量较对照分别降低 23.6%、48.4%、32.8%, 叶绿素 a+b 含量较对照分别降低 25.9%、39.5%、34.5%。与胁迫处理 10 d 时相比各处理的影响增加明显, 特别是弱光处理。德美亚 2 号弱光 (T2)、渍水 (T8) 和弱光+渍水 (T4) 处理 20 d 时功能叶片叶绿素 a 含量较对照分别降低 17.4%、35.5%、26.2%, 叶绿素 b 含量较对照分别降低 15.6%、51.3%、22.9%, 叶绿素 a+b 含量较对照分别降低 16.7%、39.2%、25.3%。与胁迫处理 10 d 时相比各处理的影响与德美亚 1 号一致。2 个品种均显示渍水的影响大于弱光, 且 2 种胁迫有一定的互补作用, 其中德美亚 2 号在这方面与胁迫处理 10 d 时明显不同。在叶绿素 a/b 比值

上,2个品种均表现出渍水处理比对照增加,弱光处理比对照减少但不显著,弱光+渍水处理与弱光处理一致,显示弱光下渍水的影响明显减弱。

德美亚1号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理结束恢复10 d时功能叶片叶绿素a含量较对照分别降低0、49%、12.30%,显示弱光处理完全恢复,渍水处理进一步恶化,弱光+渍水处理明显恢复。叶绿素b含量较对照分别降低-18.0%、45.3%、15.2%,叶绿素a+b含量较对照分别降低-4.2%、49.5%、13.1%,这与叶绿素a的反应一致,说明弱光胁迫取消后对色素含量的影响消失,叶绿素b含量甚至明显反弹超过对照,而渍水胁迫有明

显的后效。德美亚2号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理恢复10 d时功能叶片叶绿素a含量较对照分别降低-23.1%、16.7%、-18.5%,叶绿素b含量较对照分别降低-19.7%、23%、-21.5%,叶绿素a+b含量较对照分别降低-23.7%、17.4%、-20.4%,表明弱光胁迫取消后影响消失,且比对照明显反弹,这与德美亚1号稍有不同,而渍水的后效持续。在叶绿素a/b比值上,2个品种恢复10 d后各处理的表现不一致,德美亚1号弱光、渍水处理均显著低于对照,而弱光+渍水处理与对照一致;德美亚2号渍水处理比对照明显增加,而弱光处理及弱光+渍水处理与对照差异不显著。

表2 拔节期弱光渍水对玉米叶片叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of weak light and waterlogging stress on chlorophyll content of maize at jointing stage

处理时间	处理	叶绿素 a 含量 (mg/g)	叶绿素 b 含量 (mg/g)	叶绿素 a+b 含量 (mg/g)	叶绿素 a/b 值
胁迫处理 10 d	T1	6.09b	2.11a	8.20b	2.9b
	T3	5.68c	1.78b	7.50c	3.2a
	T5	7.04a	2.13a	9.20a	3.3a
	T7	5.10c	1.52c	6.60d	3.3a
	T2	6.23b	1.75b	8.00a	3.2b
	T4	5.13c	1.59c	6.70b	3.2b
	T6	6.49a	1.89a	8.40a	3.4a
	T8	5.03c	1.60c	6.60b	3.1c
胁迫处理 20 d	T1	7.39b	2.48b	9.90b	3.0b
	T3	6.54c	2.18c	8.70c	3.0b
	T5	10.06a	3.24a	13.30a	3.1b
	T7	6.38c	1.67d	8.10d	3.8a
	T2	8.26b	2.65b	10.90b	3.1b
	T4	7.38c	2.42b	9.80c	3.1b
	T6	10.00a	3.13a	13.10a	3.2b
	T8	6.45d	1.53c	8.0d	4.2a
恢复 10 d	T1	8.60a	3.19a	11.80a	2.7b
	T3	7.50b	2.29b	9.80b	3.3a
	T5	8.60a	2.68b	11.30a	3.2a
	T7	4.40c	1.47c	5.80c	2.9b
	T2	9.60a	2.99a	12.60a	3.2b
	T4	9.20a	3.03a	12.30a	3.0b
	T6	7.80b	2.49b	10.20b	3.1b
	T8	6.50c	1.92c	8.40c	3.4a

处理 T1~T8 见表1。同一品种同列中不同字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$)。

弱光、渍水胁迫均对春玉米的叶绿素荧光参数有显著影响。德美亚1号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理10 d时 F_m/F_0 (光合电子传递效

率)较对照分别降低5.0%、24.8%、-2.4%。处理20 d时与对照相比T1没有变化,T7降低14.6%,T3增加5.8%(表3)。弱光逆境下玉米光合电子传递

效率略低于对照但是差异不显著,而渍水逆境下光合电子传递效率显著降低,但是弱光+渍水处理的 F_m/F_0 显著高于对照,即 2 种逆境叠加有明显的交互作用,而且是促进作用,这可能与碳、氮处于低水平平衡状态有关。胁迫处理结束恢复 10 d 时,与对照相比 T1 降低 20.0%,T7 增加 3.6%,T3 增加 7.0%,说明渍水逆境解除后光合电子传递效率有明显的反弹,且超过对照,但是弱光逆境解除后光合电子传递效率反而明显下降。

胁迫处理 10 d 时德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理的 F_m/F_0 与对照相比 T2 增加 31.0%,T8 略有增加但不显著,T4 增加 41.0%。胁迫处理 20 d 时与对照相比 T2 增加 13.1%,T8 降低 13.1%,T4 降低 5.0%。这与德美亚 1 号的反应有 2 点不同:一是弱光逆境导致光合电子传递速率显著增加,二是渍水逆境 10 d 时光合电子传递速率增加不显著。胁迫结束恢复 10 d 时与对照相比 T2 降低 27.0%,T8 降低 9.0%,T4 增加

11.0%,弱光逆境解除的反应与德美亚 1 号一致,但是渍水逆境解除的反应不同,叠加逆境解除却出现明显反弹。

德美亚 1 号弱光(T1)和弱光+渍水(T3)处理没有影响 F_v/F_m (原初光能转换效率),但渍水处理(T7) F_v/F_m 显著降低,胁迫 10 d 和 20 d 时分别降低 11%和 6%。胁迫结束恢复 10 d 时与对照相比 T1 显著降低 13%,T7 和 T3 分别显著增加 4%和 8%。

德美亚 2 号的反应有所不同。在弱光(T2)处理 10 d 时 F_v/F_m 与对照相比显著增加了 11%,而渍水处理(T8)没有影响,弱光+渍水处理(T4)在 10 d 时显著增加 13%。胁迫结束恢复 10 d 时与德美亚 1 号相似,弱光处理(T2)显著降低 20%,渍水处理(T8)和弱光+渍水处理(T4)均略有增加但未达到显著水平。2 个品种对弱光逆境和渍水逆境的反应明显不同,一个对渍水逆境敏感,另一个对弱光逆境敏感;对 2 种逆境共同作用的反应也不同,但是弱光逆境取消后玉米功能叶片的 F_v/F_m 显著降低却是一致的。

表 3 拔节期弱光渍水对玉米叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of weak light and waterlogging stress on chlorophyll fluorescence parameters of maize at jointing stage

处理	光合电子传递效率(F_m/F_0)			原初光能转换效率(F_v/F_m)		
	胁迫处理 10 d	胁迫处理 20 d	恢复 10 d	胁迫处理 10 d	胁迫处理 20 d	恢复 10 d
T1	3.47b	4.09b	2.22c	0.71a	0.76a	0.54c
T3	3.73a	4.35a	2.96a	0.73a	0.77a	0.68a
T5	3.64b	4.11b	2.76b	0.71a	0.76a	0.62b
T7	2.74c	3.51c	2.86b	0.64b	0.72b	0.65a
T2	4.08b	4.74a	2.08c	0.76a	0.79a	0.52b
T4	4.38a	3.99b	3.18a	0.77a	0.74b	0.68a
T6	3.11c	4.19b	2.85b	0.68b	0.76b	0.65a
T8	3.27c	3.64c	2.65b	0.69b	0.73b	0.68a

处理 T1~T8 见表 1。同一品种同列中不同字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$)。

2.2 拔节期弱光渍水对玉米根系的影响

弱光逆境和渍水逆境均显著影响 2 个玉米品种的根系生长(表 4)。德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理 10 d 时根系长度较对照分别降低 30.0%、56.3%和 26.7%,显示渍水的影响远大于弱光,二者的互作有一定缓解作用;根系表面积较对照分别降低 52.4%、79.6%和 53.1%,变化规律与根长一致;根尖数较对照分别降低 32.0%、65.3%和 24.6%,变化规律也与根长一致;平均根直径较对照分别降低 25.3%、10.3%和 25.3%,显示弱光的影响明显大于渍水,这与渍水显著限制新根的

发生有关。德美亚 2 号根系长度对弱光(T2)和渍水(T8)的反应与德美亚 1 号一致,分别降低 24.8%和 41.3%,而弱光+渍水(T4)处理降低 46.8%,这与德美亚 1 号不同,显示二者的互作加剧了根系的不良生长状况;根尖数较对照分别降低 37.1%、29.1%、19.2%,这与根长的反应一致;根系表面积较对照分别降低 31.6%、61.1%、49.2%,其变化规律与德美亚 1 号一致;平均根直径较对照分别降低 5.1%、4.5%、9.7%,显示弱光和渍水的影响接近,而二者有一定的互作。

德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水

(T3)处理 20 d 时根系长度较对照分别降低 39.6%、68.4%和 65.9%,与胁迫 10 d 时相比抑制程度加剧,仍然是渍水的影响显著大于弱光,而二者的互作消失;根系表面积较对照分别降低 32.6%、58.4%和 59.1%,根尖数较对照分别降低 35.1%、60.3%和 60.4%,根尖数与根系表面积变化规律均与根系长度相似;平均根直径较对照分别降低 2.3%、4.5%和 6.9%,表明渍水的影响超过了弱光,二者互作增强了这种不利影响,使根直径进一步降低。德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理 20 d 时根系长度较对照分别降低 34.2%、47.3%和 67.0%,与胁迫 10 d 时相比抑制程度加剧,渍水影响依然显著大于弱光,二者的互作更加明显;根系表面积较对照分别降低 37.3%、62.3%和 44.0%,影响趋势与根系长度相似,与胁迫 10 d 时相比增加程度并不大;根尖数较对照分别降低 12.6%、45.9%和 38.5%,表明弱光的影响增加较少,而渍水的影响增加明显;平均根直径较对照分别降低 3.6%、0.3%、14.5%。

德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理结束恢复 10 d 时根系长度较对照分别降低 11.0%、63.3%和 46.1%,根系表面积较对照分别降低 16.3%、62.3%和 41.1%,根尖数较对照分别降低 2.5%、49.4%和 32.2%,平均根直径较对照分别降低 3.4%、9.9%和 1.4%,显示这 4 个指标均在弱光胁迫取消后有一定程度的恢复,而渍水胁迫取消后大多进一步恶化。德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理结束恢复 10 d 时根系长度较对照分别降低 55.5%、79.3%和 64.3%,根系表面积较对照分别降低 47.7%、77.7%和 65.5%,根尖数较对照分别降低 45.9%、70.8%、46.4%,平均根直径较对照分别降低 11.6%、17.5%、24.6%,表明渍水和弱光的影响都在持续,这与德美亚 1 号不同。由此可见,弱光渍水显著影响玉米根系形态,各形态指标根系长度、根系表面积、根尖数、平均根直径都显著降低。各处理间比较结果表明,渍水对根系的不利影响更大,程度更深。

表 4 不同处理的玉米根系形态指标变化

Table 4 Chang of maize root morphological indices under different treatments

处理时间	处理	长度 (cm)	根系表面积 (cm ²)	根尖数	平均根直径 (mm)
胁迫处理 10 d	T1	1 303b	54.08b	3 429b	0.426c
	T3	1 365b	53.00b	3 799b	0.429c
	T5	1 861a	112.96a	5 045a	0.575a
	T7	815c	22.98c	1 748c	0.516b
	T2	1 514b	74.15b	4 164b	0.487b
	T4	1 071c	55.00c	3 239c	0.463c
	T6	2 012a	108.33a	5 157a	0.513a
	T8	1 182c	42.06c	3 655c	0.490b
胁迫处理 20 d	T1	1 575b	105.05b	3 518b	0.802b
	T3	889c	63.77c	2 159c	0.764d
	T5	2 609a	156.06a	5 455a	0.821a
	T7	824c	64.92c	2 162c	0.784c
	T2	1 553b	90.98b	3 823b	0.749b
	T4	778d	81.23b	2 692c	0.665c
	T6	2 362a	145.10a	4 378a	0.777a
	T8	1 244c	54.72c	2 365c	0.775a
恢复 10 d	T1	2 190a	121.70b	4 954a	0.751b
	T3	1 324b	85.65c	3 441b	0.693c
	T5	2 461a	145.57a	5 079a	0.782a
	T7	902b	54.81c	2 567c	0.701c
	T2	1 278b	87.90b	3 278b	0.682b
	T4	1 022b	59.70c	3 250b	0.582d
	T6	2 870a	168.06a	6 068a	0.771a
	T8	592c	37.42c	1 772c	0.633c

处理 T1~T8 见表 1。同一品种同列中不同字母表示处理间差异达显著水平 ($P<0.05$)。

单株伤流强度可以反映根系活力的大小,弱光和渍水胁迫导致 2 品种的伤流量均不同程度地降低(表 5)。德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理 10 d 时伤流量较对照分别降低 10.5%、72.0%和 70.0%;胁迫处理 20 d 时较对照分别降低 1.6%、94.0%和 65.0%,弱光的影响未达到显著水平,渍水的影响达到极显著水平,弱光和渍水有一定互作,弱光可以缓解渍水的影响;胁迫处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 34.0%、25.9%、11.6%,显示渍水处理后的根系活力

有一定恢复,而弱光处理却有恶化的趋势。德美亚 2 号根系伤流量对 2 种逆境的反应与德美亚 1 号完全一致,即不受弱光的影响,而渍水的影响极大;弱光、渍水和弱光+渍水处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 45.3%、33.2%、31.8%,此时弱光处理的根系活力恶化,而渍水处理明显恢复,这与德美亚 1 号一致。不同处理对伤流速率同样产生影响,渍水处理的抑制作用显著。2 个品种在弱光逆境解除后 10 d 根系活力恶化的原因有待进一步研究。

表 5 不同处理的玉米根系伤流量变化

Table 5 Chang of maize root wound flow under different treatments

处理	单株伤流量(g)			单株伤流速率(g/h)		
	胁迫处理 10 d	胁迫处理 20 d	恢复 10 d	胁迫处理 10 d	胁迫处理 20 d	恢复 10 d
T1	15.35a	18.39a	4.69b	1.28a	1.53a	0.39b
T3	5.15b	6.60b	6.23a	0.43b	0.55b	0.52a
T5	17.15a	18.67a	7.04a	1.43a	1.56a	0.59a
T7	4.81b	1.18c	5.22b	0.40b	0.10c	0.44b
T2	16.36a	16.87a	4.56c	1.36a	1.16a	0.38c
T4	1.10b	3.19b	5.69b	0.09b	0.27b	0.47b
T6	17.33a	15.55a	8.33a	1.44a	1.30a	0.69a
T8	1.62b	4.39b	5.57b	0.13b	0.37b	0.46b

处理 T1~T8 见表 1。同一品种同列中不同字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$)。

德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理 10 d 时根系干质量较对照分别降低 32.8%、47.7%和 62.4%,显示渍水的影响明显大于弱光,二者有明显的互作;胁迫处理 20 d 时较对照分别降低 23.3%、30.1%、39.9%,胁迫的影响持续但是程度有所减小;胁迫处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 10.6%、20.8%、34.1%,显示弱光和渍水处理结束后均有一定恢复(图 2)。德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理 10 d 时根系干质量较对照分别降低 23.2%、40.5%、51.6%,这与德美亚 1 号一致,但程度略轻;胁迫处理 20 d 时较对照分别降低 7.5%、15.1%、46.3%,弱光和渍水处理的影响均有减轻,但二者互作对根系干质量的影响有所加剧;胁迫处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 8.9%、23.4%、51.7%,表明德美亚 2 号受胁迫的影响有所恢复,但是恢复速率较小。实施胁迫措施后 2

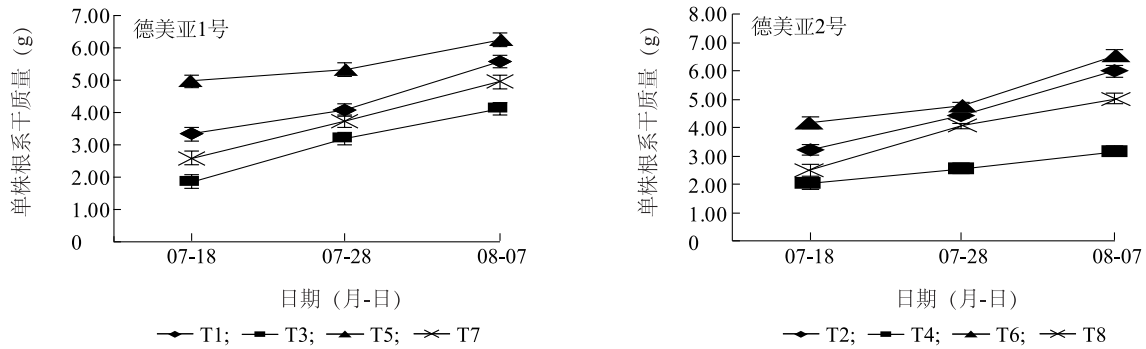
个品种的根系干质量均有不同程度的降低,渍水处理影响大于弱光处理,二者有明显的互作,2 个品种的反应相同。逆境解除后 10 d,根系的干质量均有增加,但是德美亚 2 号的恢复不如德美亚 1 号。

2.3 拔节期弱光渍水对玉米干物质积累的影响

德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理 10 d 时干质量较对照分别降低 47.9%、12.5%和 52.6%,显示弱光的影响明显大于渍水,而二者有一定的互作;胁迫处理 20 d 时较对照分别降低 54.6%、33.2%、63.8%,显示弱光和渍水的影响均明显增加,二者的互作更加明显;胁迫处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 38.1%、45.5%、55.4%,显示弱光处理有一定恢复,而渍水处理进一步恶化;成熟期较对照分别降低 30.4%、42.8%、37.2%,显示各处理均有一定恢复,但是逆境胁迫的后果极其严重(图 3)。德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍

水(T4)处理 10 d 时干质量较对照分别降低 57.3%、38.3%、65.6%;胁迫处理 20 d 时较对照分别降低 58.7%、28.5%、52.0%,与德美亚 1 号的反应一致;胁迫处理结束后恢复 10 d 时较对照分别降低 55.7%、42.0%、61.7%,表明弱光的影响并未增加,而渍水的

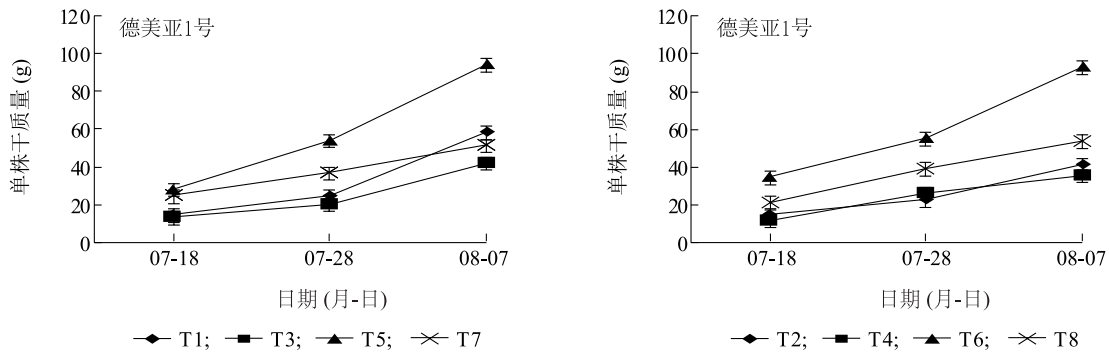
影响持续增加;成熟期较对照分别降低 42.8%、46.0%、58.1%,与德美亚 1 号相比恢复较差。实施胁迫措施后 2 个品种各个处理的干质量均有不同程度的降低,弱光处理的影响比渍水处理大,2 种胁迫有明显的互作,2 个品种的影响趋势基本相同。



处理 T1~T8 见表 1。

图 2 不同处理的玉米根系干质量变化

Fig.2 The change of maize root dry weight under different treatments



处理 T1~T8 见表 1。

图 3 不同处理的玉米干物质积累总量变化

Fig.3 The change of dry matter accumulation in maize under different treatments

2 个品种胁迫处理 10 d 时弱光(T1、T2)和弱光+渍水(T3、T4)处理的叶片质量所占比重增加而茎鞘质量所占比重减少,说明玉米受到弱光胁迫后通过调控干物质分配保证叶片生长;渍水(T7、T8)使得叶片干质量所占比重略有降低而茎鞘质量所占比重增加,这与弱光的影响截然相反(表 6)。2 个品种胁迫处理 20 d 时弱光(T1、T2)处理叶片质量所占比重由增加变成减少,直至低于对照;弱光+渍水(T3、T4)处理叶片质量所占比重减少程度更大,同时 2 个处理的茎鞘质量所占比重均明显提高且超过对照,呈现与胁迫处理 10 d 时相反的结果;渍水(T7、T8)处理叶片

质量所占比重由减少变成增加,直至高于对照,同时茎鞘质量所占比重有所减少但也高于对照;恢复 10 d 时,各胁迫处理的干物质分配趋于正常,与对照的差别均有所减少,此时雌穗生长明显,弱光(T1、T2)、渍水(T7、T8)和弱光+渍水(T3、T4)处理的穗质量所占比重均低于对照,渍水的影响明显。因为 2 个品种对胁迫的敏感程度有所不同,德美亚 1 号对弱光胁迫异常敏感,物质积累量减少且向雌穗的分配明显低于其他处理。成熟期,虽然弱光(T1、T2)和弱光+渍水(T3、T4)处理穗质量所占比重很大,但是绝对值很小,雌穗发育不良。

表 6 拔节期弱光渍水对玉米干物质积累与分配的影响

Table 6 Effects of weak light and waterlogging stress on accumulation and distribution of dry matter of maize at jointing stage

时间	处理	德美亚 1 号				处理	德美亚 2 号			
		茎鞘质量所 占比重(%)	叶片质量所 占比重(%)	根质量所 占比重(%)	穗质量所 占比重(%)		茎鞘质量所 占比重(%)	叶片质量所 占比重(%)	根质量所 占比重(%)	穗质量所 占比重(%)
胁迫处理 10 d	T1	29	54	17	0	T2	28	45	27	0
	T3	28	47	25	0	T4	30	52	17	0
	T5	34	39	28	0	T6	37	40	23	0
	T7	41	36	24	0	T8	38	35	26	0
胁迫处理 20 d	T1	45	40	15	0	T2	45	37	18	0
	T3	51	28	21	0	T4	42	34	24	0
	T5	33	41	26	0	T6	33	41	26	0
	T7	36	42	22	0	T8	35	45	20	0
恢复 10 d	T1	28	43	24	6	T2	28	34	28	10
	T3	27	39	30	4	T4	28	36	26	10
	T5	20	44	27	9	T6	18	43	29	11
	T7	25	42	30	3	T8	26	44	22	8
成熟期	T1	17	10	12	60	T2	18	10	13	60
	T3	24	12	15	50	T4	14	12	14	60
	T5	22	13	18	48	T6	22	8	16	54
	T7	20	15	17	48	T8	19	11	14	56

处理 T1~T8 见表 1。

德美亚 1 号弱光(T1)、渍水(T7)和弱光+渍水(T3)处理的穗粒数较对照分别降低 59.3%、32.2%和 68.0%，百粒质量较对照分别降低 41.2%、30.3%、22.6%，产量较对照分别降低 68.8%、60.0%、75.4%，表明弱光对穗粒数、籽粒质量和产量的影响均明显大于渍水，且二者有一定的互作(表 7)。德美亚 2 号弱光(T2)、渍水(T8)和弱光+渍水(T4)处理的穗粒数较对照分别降低 32.9%、42.8%、43.1%，百粒质量较对照分别降低 37.9%、28.9%、50.1%，产量较对照分别降低 43.1%、54.4%、61.8%，表明德美亚 2 号受渍水的影响大于弱光，这与德美亚 1 号有所不同。2016 年增加一个弱光胁迫仅 10 d 的处理，只进行测产调查，即把 T1 到 T4 的 4 个处理在处理 10 d 后(7 月 19 日)移出遮阳网，分别记为 T9~T12。结果表明，德美亚 1 号弱光(T9)、德美亚 1 号弱光+渍水(T11)处理穗粒数较对照分别降低 53.5%和 52.5%，百粒质量较对照分别降低 11.5%和 15.4%，产量分别降低 59.8%和 58.8%；德美亚 2 号弱光(T10)、德美亚 2 号弱光+渍水(T12)处理穗粒数较对照分别降低 37.8%和 50.5%，百粒质量较对照分别降低 18.1%和 21.3%，产量分别降低 48.2%和 55.9%。胁迫处理 10 d 受

胁迫影响各产量因素的下降趋势基本与受胁迫处理 20 d 时相同，下降幅度较低，进而说明胁迫时间越长，植株受不利影响越严重。

表 7 拔节期弱光渍水对玉米产量及其构成因素的影响

Table 7 Effects of weak light and waterlogging stress on yield and its components of maize at jointing stage

处理	穗粒数	百粒质量 (g)	空秆率	单株产量 (g)	减产率 (%)
T1	168c	15.3e	70	28.52c	68.8
T3	132d	20.1c	70	22.58d	75.4
T5	413a	26.0a	0	91.58a	0
T7	280b	18.1d	40	36.63b	60.0
T2	263b	17.8d	40	43.91b	43.1
T4	223c	14.3e	40	29.50c	61.8
T6	392a	28.7a	0	77.29a	0
T8	224c	20.4c	20	35.20b	54.4

处理 T1~T8 见表 1。同一品种同列中不同字母表示处理间差异达显著水平($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 弱光对玉米生长发育的影响

作物产量的形成依赖于叶片的光合作用和根系

的养分水分吸收,叶面积大小和光合速率是影响产量的主要指标,而在一定范围内叶绿素含量与光合速率是正相关关系^[11]。本研究结果表明,拔节期10~20 d的弱光胁迫(光照度减少75%)导致玉米单株叶面积和叶绿素含量显著降低,且随着时间增加程度加剧。李潮海等^[6]发现遮光延缓了玉米叶片的出生速度,使叶片变薄,比叶面积增大,遮光还可以延缓叶片衰老但遮光解除后则加速叶片的衰老进程。本试验结果表明弱光胁迫10 d叶片叶绿素a含量显著减少,叶绿素b含量品种间略有不同,总叶绿素含量均显著减少。德美亚1号的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 不受弱光胁迫的影响,但是弱光胁迫后德美亚2号的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 均显著增加,弱光胁迫取消后10 d 2个品种的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 均显著低于对照。李文阳^[12]报道,弱光胁迫导致小麦总叶绿素含量降低,但提高了叶绿素b/a比值。付景等^[13]报道弱光胁迫下玉米叶绿素a含量变化无明显规律,大部分品种叶绿素b含量增加,总叶绿素含量呈增加趋势。他们的结果反映了长期50%弱光条件下玉米光合色素变化规律,而本研究结果反映了拔节孕穗期75%弱光(模拟持续阴天10~20 d)条件下的变化规律。

本试验中受到拔节期弱光胁迫10~20 d的玉米根尖数量,根系长度和干质量都有一定程度的下降,干质量平均降低7.5%~23.3%,根尖数量的减少和活力的减弱导致根系伤流量下降,向地上部分提供水分、养分的能力减弱,进一步限制地上部的生长发育。刘忆文等^[14]认为遮荫对加拿大美女樱叶片光合能力造成不利影响,朱旭彤等^[15]认为弱光胁迫对小麦单株根数、根长和干质量的增加都有一定程度的阻抑,杨万基等^[16]认为弱光胁迫对番茄幼苗光合作用和根系生长都有抑制作用,这与本研究结果一致。

拔节孕穗期弱光胁迫初期玉米植株向叶片的干物质分配比例增加。但随着胁迫程度加剧最终引起光合面积和光合色素减少,根系活力下降,导致干物质积累量大幅度降低,小穗小花退化严重,籽粒灌浆也受到影响,穗粒数和籽粒质量均明显下降。德美亚1号的空秆率在70%以上,导致产量降低60%~90%;德美亚2号的空秆率在0至40%之间,产量降低27%~43%。德美亚1号比德美亚2号对弱光胁迫的反应更敏感。

3.2 渍水对玉米生长发育的影响

渍水首先影响作物的根系发育与活力,进而影响地上部的生长和发育。本研究结果表明,拔节期渍水胁迫10~20 d的玉米根尖数、根系表面积、根长度等根系形态指标显著下降,根系表面积平均降低32.6%~37.3%,根系伤流量显著减少70%~90%,说明渍水胁迫影响根系对土壤养分和水分的吸收。这与周广生等^[17]、李金才等^[18]、姜东等^[19]和Huang等^[20]在冬小麦上的研究结果一致。

本试验结果显示,拔节孕穗期渍水胁迫10~20 d,严重影响根的功能,减少根对氮素的吸收,从而引起下部叶片提前衰老,导致叶面积比对照减小21%~29%,叶绿素含量降低25%~39%,均达到极显著水平,且随胁迫时间增加而加剧。德美亚1号的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 受渍水影响大,显著低于对照,但是德美亚2号的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 受渍水影响小,均与对照接近,仅胁迫处理20 d时 F_m/F_0 显著低于对照,显示品种间存在差异,渍水胁迫取消后10 d均恢复正常。这与前人在玉米^[21-23]和小麦^[24-27]上的研究结果一致。

拔节孕穗期渍水10~20 d引起的光合面积和光合色素的显著减少,导致干物质积累量大幅度降低,影响了玉米穗的发育,穗粒数和籽粒质量均下降。德美亚1号的空秆率为9%~40%,产量降低60%~72%;德美亚2号的空秆率为9%~20%,产量降低23%~54%。

3.3 弱光渍水对玉米生长发育的影响

从黑龙江省的气候特点看光照不足和降水偏多主要发生在玉米拔节孕穗期,且往往相伴而生。本试验中,弱光和渍水共同胁迫引起根系形态指标显著下降,德美亚1号根长、根尖数和直径分别降低65.9%、60.4%和6.9%,德美亚2号分别降低67.0%、38.5%和14.3%。弱光渍水使得玉米伤流量降低65.0%~93.7%,其中渍水胁迫对伤流量影响显著。无氧呼吸的产物对根系有毒害作用,可降低根系的吸收与合成能力。

弱光胁迫导致碳同化物减少,进而影响地上部分和根系的生长;渍水胁迫导致根系吸收功能下降,营养物质和水分吸收减少,影响玉米生长发育;而弱光+渍水胁迫从2个方面同时产生影响。弱光和渍水共同胁迫后,玉米叶面积显著降低(降低29.0%~38.5%),超过单独逆境处理;同时玉米叶片叶绿素

含量降低 25.3%~34.5%, 高于弱光胁迫处理, 但是明显低于渍水胁迫处理。说明 2 种逆境的互作在这对 2 个光合指标的影响上明显相反。与德美亚 1 号相比, 德美亚 2 号对弱光+渍水胁迫的抗性更强一点。弱光和渍水共同胁迫后玉米干物质积累减少 37.2%~58.1%, 也超过单独弱光或渍水胁迫处理。光合同化能力减弱, 会导致籽粒灌浆不足^[28-29]。尽管成熟期弱光+渍水处理的穗质量所占比重最大, 但是绝对值很小, 雌穗发育不良, 最终导致玉米的空秆率达到 40%~70%, 穗粒数和籽粒质量分别减少 50.1%~68.0% 和 22.6%~50.1%, 减产 61.8%~75.4%。

玉米拔节孕穗期的弱光和渍水胁迫, 会抑制根系的生长和活力, 减少光合面积, 降低光合色素含量, 从地下和地上 2 个方面限制玉米的营养生长和干物质积累, 并进而影响玉米穗发育, 导致小穗小花退化, 引起空秆, 最终导致产量显著下降。从干物质积累角度看, 渍水胁迫的影响与弱光胁迫相近; 从产量角度看, 弱光胁迫的影响超过渍水胁迫。另外, 不同品种对弱光和渍水胁迫的反应有差异, 德美亚 1 号比德美亚 2 号对弱光胁迫更加敏感。

参考文献:

- [1] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴[M]. 北京: 中国统计出版社, 2017.
- [2] 杨若子, 周广胜. 东北三省玉米主要农业气象灾害综合危险性评估[J]. 气象学报, 2015, 73(6): 1141-1153.
- [3] 朱敏, 史振声, 李凤海. 玉米耐涝机理研究进展[J]. 玉米科学, 2015, 23(1): 122-127, 133.
- [4] 王绍辉, 郝翠玲, 张振贤. 植物遮荫效应的研究与进展[J]. 山东农业大学学报, 1998, 29(1): 132-136.
- [5] 王洋, 齐晓宁, 邵金锋, 等. 光照强度对不同玉米品种生长发育和产量构成的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(6): 769-773.
- [6] 李潮海, 栾丽敏, 尹飞, 等. 弱光胁迫对不同基因型玉米生长发育和产量的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 824-830.
- [7] 李少昆, 赵明. 不同基因型玉米光合作用强度的调控研究[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 1998, 2(3): 75-80.
- [8] 陈国平, 赵仕孝, 杨洪友, 等. 玉米涝害及其防御措施的研究 I. 芽涝对玉米出苗及苗期生长的影响[J]. 华北农学报, 1988, 3(2): 12-17.
- [9] 崔海岩, 靳立斌, 李波, 等. 遮阴对夏玉米茎秆形态结构和倒伏的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(17): 3497-3505.
- [10] 赵世杰, 史国安, 董新纯. 植物生理实验指导[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1998: 55-60.
- [11] 曹娜, 于海秋, 王绍斌, 等. 高产玉米群体的冠层结构及光合特性分析[J]. 玉米科学, 2006, 14(5): 94-97.
- [12] 李文阳. 花后弱光对小麦产量、淀粉品质及其形成的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [13] 付景, 李潮海, 赵久然, 等. 弱光胁迫对不同基因型玉米光合色素的影响[J]. 河南农业科学, 2009(6): 31-34.
- [14] 刘忆文, 董彦娜, 白靖怡, 等. 加拿大美女樱的耐荫性[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1438-1440.
- [15] 朱旭彤, 胡业正, 张礼福, 等. 小麦苗期遮光对根系生长影响的研究初报[J]. 华中农业大学学报, 1987, 6(4): 378-380.
- [16] 杨万基, 于锡宏, 蒋欣梅, 等. 弱光胁迫对番茄幼苗光合特性和根系生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(17): 112-114.
- [17] 周广生, 朱旭彤. 湿害后小麦生理变化与品种耐湿性的关系[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7): 777-783.
- [18] 李金才, 魏凤珍, 王成雨, 等. 孕穗期土壤渍水逆境对冬小麦根系衰老的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(9): 1355-1360.
- [19] 姜东, 陶勤南, 张国平. 渍水对小麦扬麦 5 号旗叶和根系衰老的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(11): 1519-1521.
- [20] HUANG B, JOHNSON J W. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia[J]. Annals of Botany, 1995, 75(4): 427-432.
- [21] 刘战东, 肖俊夫, 南纪琴, 等. 淹涝对夏玉米形态、产量及其构成因素的影响[J]. 人民黄河, 2010(32): 157-159.
- [22] PRZYWARA G, STEPNIIEWSKI W. The influence of waterlogging at different temperatures on penetration depth and porosity of roots and on stomatal diffusive resistance of pea and maize seedlings[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 1999, 21(4): 405-411.
- [23] 梁哲军, 陶洪斌, 王璞. 淹水解除后玉米幼苗形态及光合生理特征恢复[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3977-3986.
- [24] 石岩, 于振文. 土壤水分胁迫对冬小麦光合及产量的影响[J]. 华北农学报, 1996, 11(4): 80-83.
- [25] 李金才, 董琦, 余松烈. 不同生育期根际土壤淹水对小麦品种光合作用和产量的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(4): 434-442.
- [26] 王三根, 何立人, 李正玮, 等. 淹水对大麦与小麦若干生理生化特性影响的比较[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 228-232.
- [27] WU X L, TANG Y L, LI C S, et al. Chlorophyll fluorescence and yield responses of winter wheat to waterlogging at different growth stages[J]. Plant Production Science, 2015, 18(3): 284-294.
- [28] 任佰朝, 张吉旺, 李霞, 等. 淹水胁迫对夏玉米籽粒灌浆特性和品质的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(21): 4435-4445.
- [29] LI H, CAI J, JIANG D, et al. Carbohydrates accumulation and remobilization in wheat plants as influenced by combined waterlogging and shading stress during grain filling[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2013, 199(1): 38-48.

(责任编辑: 张震林)