

李 琪, 王 清, 王连喜, 等. 花后遮光渍水对南京冬小麦光合特性和产量的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 555-560.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.03.011

花后遮光渍水对南京冬小麦光合特性和产量的影响

李 琪^{1,2}, 王 清^{1,2}, 王连喜^{1,2}, 胡正华^{1,2}, 吴东丽³

(1. 江苏省农业气象重点实验室, 江苏 南京 210044; 2. 南京信息工程大学江苏省大气环境与装备技术协同创新中心, 江苏 南京 210044; 3. 中国气象局气象探测中心, 北京 100081)

摘要: 采用大田试验, 于开花后 1~11 d 分别设置遮光、渍水、遮光+渍水复合胁迫 3 种逆境处理, 研究了花后遮光渍水逆境对南京冬小麦光合特性及产量的影响。结果表明: 遮光、渍水、遮光+渍水 3 种逆境处理都导致冬小麦开花后旗叶光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)下降, 穗粒数以及粒质量降低, 产量减少, 其中遮光+渍水复合逆境对冬小麦产量的影响最大, 遮光逆境次之, 渍水逆境对冬小麦产量的影响最小。

关键词: 遮光; 渍水; 光合特性; 产量; 冬小麦

中图分类号: S512.1⁺10.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)03-0555-06

Photosynthetic characteristics and yield of winter wheat in response to post-anthesis shading and waterlogging in Nanjing

LI Qi^{1,2}, WANG Qing^{1,2}, WANG Lian-xi^{1,2}, HU Zheng-hua^{1,2}, WU Dong-li³

(1. Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing 210044, China; 2. Jiangsu Collaborative Innovation Center of Atmospheric Environment and Equipment Technology (CICAET), Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 3. Meteorological Observation Centre of China Meteorological Administration, Beijing 100081, China)

Abstract: The individual and combined effects of shading and waterlogging on photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat were investigated at 1–11 d after anthesis. All three stress treatments reduced net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration (T_r), and intercellular CO_2 concentration (C_i) of flag leaf, decreased grain number and grain weight, thereby lowering the yield of winter wheat. Combined imposition of shading and waterlogging caused the biggest drop in winter wheat yield, while solo waterlogging stress exhibited the smallest.

Key words: shading; waterlogging; photosynthetic characteristic; yield; winter wheat

小麦是分布范围最广、种植区域最大、总产量最高的粮食作物, 是世界上最重要的粮食作物之一。近 30 年小麦产量平均每年提高 0.9%, 但是近 20 年

世界对小麦的需求量以每年 1.6% 的速度增长^[1]。江苏省是中国的农业大省, 小麦常年播种面积 2×10^6 hm^2 左右, 种植面积和总产均保持在全国前 5 位^[2]。小麦的生长发育和产量受遗传因子、环境条件和栽培措施等影响^[3-5]。

突发性的持续性降水是全球气候变化的表现之一, 从 20 世纪到现在持续性降水在全球范围内发生频率逐年升高^[6], 1960–2000 年长江流域年径流量

收稿日期: 2016-12-30

基金项目: 公益性行业(气象)科研专项(GYHY201506001、GY-HY201206018)

作者简介: 李 琪(1977-), 男, 河北新城人, 博士, 副教授, 主要从事农业气象与生态气象研究。(E-mail) liqix123@sina.com

受季风降水增加的影响呈现逐年增加的趋势^[7]。由于全球变暗造成的遮光或持续性降雨带来的遮光和渍水环境已成为限制农作物产量和品质形成的重要因子。长江中下游地区是中国重要的粮食产区,也是持续性降水多发区^[8]。

土壤渍水显著影响作物生长发育和产量品质的形成^[9-10]。渍水降低小麦叶片光合速率与叶绿素含量,加快植株早衰,降低植株干物质与氮素的积累与运转^[11-12]。小麦产量形成的基础是光合作用,而光照强度是影响作物光合作用最重要的环境因子。Sabine 等^[13]研究发现,孕穗期对小麦进行遮光处理对小麦穗粒数的影响显著,小麦孕穗期穗是最主要的库器官,用于积累干物质和氮。目前,有很多遮光或渍水单一逆境对小麦影响的研究,但是 2 种胁迫交互作用对冬小麦光合特性和产量影响的研究比较少。本研究探讨花后遮光、渍水、遮光+渍水逆境处理对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响,旨在进一步明确小麦对遮光渍害胁迫的反应,为优质小麦抗逆境优栽培提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验设计

大田试验地点设在南京信息工程大学农业气象与生态试验站。小麦品种为当地主栽品种扬麦 13。2015 年 11 月 14 日播种,小麦进入开花期后进行渍水遮光 11 d 处理,设置遮光、渍水、遮光+渍水 3 个处理和对照(CK)。每个处理和对照有 3 个小区,共有 12 个试验小区。每个试验小区面积 3 m×3 m,相邻试验小区之间间隔距离 30 cm。播种时间、播种量和肥料管理措施与当地常规方法相同。遮光处理:选用 2 层黑色遮光网遮去冠层顶部约 65%(用 Li-6400 便携式光合仪测定光照度)的自然光,遮光网距离地面约 170 cm;渍水处理:保持处理区土壤表层 1~2 cm 的水层;对照:正常光照不灌水。处理结束后,去掉遮光网并排掉处理区多余的水,所有处理进入自然生长状态。

1.2 测定项目

1.2.1 主要生育期记载 记载播种期、出苗期、拔节期、孕穗期、开花期、灌浆期、成熟期的准确日期。

1.2.2 叶片叶绿素含量测定 分别于处理后 2 d、4 d、7 d、11 d,每小区随机选取 2 片生长一致的旗叶,用叶绿素仪测定叶片叶绿素含量。

1.2.3 叶片光合特性测定 使用 Li-6400 便携式光合仪测定叶片的光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。测定时间同叶绿素含量测定,选择红蓝光源叶室(Li6400-02B),设定光量子密度(PAR)为 1 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。每处理随机选取生长一致的旗叶 3 片进行测定,测定期间均选择晴朗的天气。

1.2.4 产量及产量构成的测定和记录 小麦成熟后,每处理每重复收获面积 2 m×2 m,105 $^{\circ}\text{C}$ 下杀青 15 min,80 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒质量,称质量,记录穗数、穗粒数和千粒质量,并测定实际产量。

1.3 数据分析

用 Excel 进行数据处理,用 SPSS (Statistical product and service solutions) 软件进行统计分析。采用 Duncan 检验进行处理间多重比较。

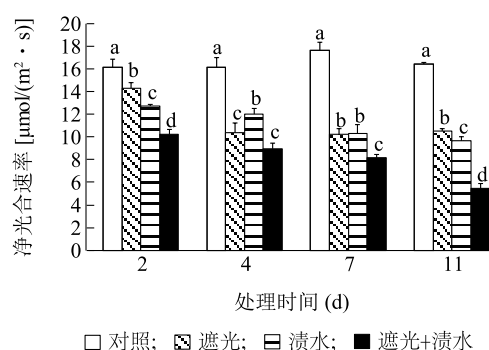
2 结果与分析

2.1 渍水遮光对小麦旗叶光合速率(P_n)的影响

由图 1 可以看出,随着处理时间延长,各个处理旗叶 P_n 值较对照都显著降低。处理 2 d 时,各处理旗叶 P_n 值显著低于对照,遮光处理旗叶 P_n 值大于渍水处理,遮光渍水处理旗叶 P_n 最低,且差异显著。处理 4 d 时,渍水处理旗叶 P_n 值显著低于对照,遮光处理次之,遮光渍水处理最小,遮光和遮光渍水处理差异不显著,但是都与渍水处理有显著差异。处理 7 d 时,遮光处理和渍水处理旗叶 P_n 值无明显差异,遮光渍水处理显著低于对照和单逆境处理。处理 11 d 时渍水处理和遮光渍水处理旗叶 P_n 值继续下降,遮光处理仍显著低于对照,但较处理 7 d 时无明显变化。遮光渍水处理旗叶 P_n 值最低。由此可以看出,遮光渍水复合胁迫在整个处理持续期内对小麦旗叶 P_n 值的影响最大,显著降低旗叶 P_n 值。处理前期(2~4 d),遮光处理对 P_n 影响较大,随着处理时间延长,渍水胁迫对 P_n 的影响增大,进而大于遮光处理对 P_n 的影响。

2.2 渍水遮光对小麦旗叶气孔导度(G_s)的影响

随着小麦生长发育,对照组旗叶 G_s 值有轻微波动,各个逆境处理组旗叶 G_s 值都显著低于对照(图 2)。处理 2 d 时,遮光处理与渍水处理间 G_s 值差异不显著,遮光渍水复合胁迫处理 G_s 值显著低于渍水处理和遮光处理。处理 4 d 时,遮光处理旗叶 G_s 值较对照组降低幅度较大,且显著低于渍水处理组,遮



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图1 遮光渍水处理下冬小麦旗叶净光合速率的变化

Fig.1 The change of flag leaf net photosynthetic rate (P_n) of winter wheat in shading and waterlogging treatments

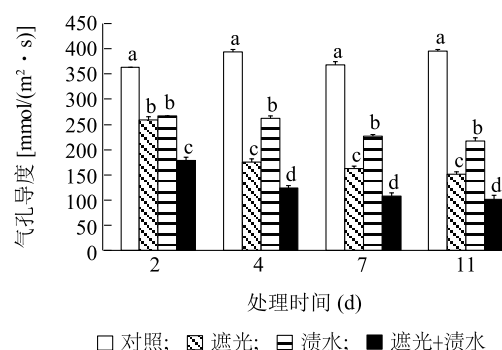
光渍水复合胁迫处理 G_s 值最小。处理 7 d、11 d 时各处理旗叶 G_s 值的变化与处理 4 d 时相同,但是遮光处理旗叶 G_s 降低幅度较小,渍水处理、遮光渍水复合胁迫处理 G_s 持续下降。

2.3 渍水遮光对小麦旗叶胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响

处理 2 d 时,遮光处理和渍水处理旗叶 C_i 值与对照组没有显著差异,遮光渍水复合胁迫处理旗叶 C_i 值显著低于对照组以及遮光处理和渍水处理组,渍水处理较遮光处理旗叶 C_i 值显著降低(图 3)。处理 4 d 时各处理旗叶 C_i 值都较对照显著降低,遮光处理和渍水处理没有显著差异,遮光渍水复合胁迫处理旗叶 C_i 值仍最小。处理 7 d 时,遮光处理、遮光渍水复合胁迫处理都与渍水处理没有显著差异,但是遮光渍水复合胁迫处理较遮光处理显著降低,各处理较对照旗叶 C_i 值都显著降低。处理 11 d 时,渍水处理与对照没有显著差异,遮光处理与遮光渍水复合胁迫处理都显著低于对照和渍水处理。值得注意的是,随着处理时间延长遮光处理旗叶 C_i 值呈现下降趋势,而渍水处理和遮光渍水复合胁迫处理呈现上升趋势。

2.4 渍水遮光对小麦旗叶蒸腾速率 (T_r) 的影响

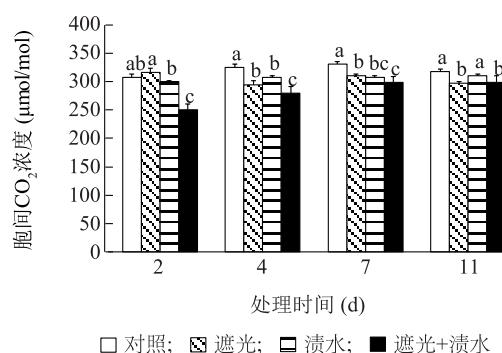
由图 4 可以看出,随着处理时间延长,各处理旗叶 T_r 值呈下降趋势。处理 2 d 时,遮光处理旗叶 T_r 值略高于对照组,渍水处理则略低于对照组,但差异都不显著,遮光渍水复合胁迫处理显著降低了旗叶 T_r 值。处理 4 d 时,各处理 T_r 值下降明显,与对照相比旗叶 T_r 值都达到显著差异,遮光渍水复合胁迫最低,遮光处理与渍水处理和遮光渍水复合胁迫处理



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图2 遮光渍水处理下冬小麦旗叶气孔导度的变化

Fig.2 The change of flag leaf stomatal conductance (G_s) of winter wheat in shading and waterlogging treatments



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

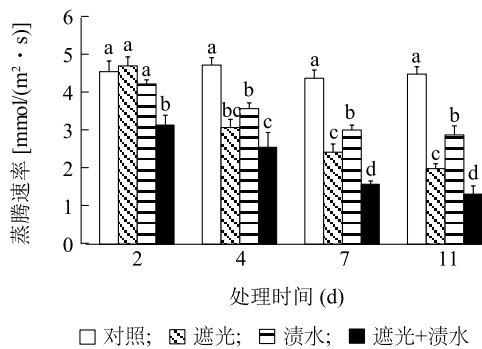
图3 遮光渍水处理下冬小麦旗叶胞间 CO_2 浓度的变化

Fig.3 The change of flag leaf intercellular CO_2 concentration (C_i) of winter wheat in shading and waterlogging treatments

都没有显著差异,遮光渍水复合胁迫处理显著低于渍水处理。处理 7 d 和 11 d 时,各处理旗叶 T_r 值大小顺序都为对照组 > 渍水组 > 遮光组 > 遮光渍水组,且各组之间差异都达到显著水平。

2.5 渍水遮光对小麦旗叶叶绿素含量 (SPAD 值) 的影响

处理 2 d 时,遮光处理和遮光渍水处理旗叶 SPAD 值较对照组有所增加,且遮光处理和对照组有显著差异,渍水处理较对照组旗叶 SPAD 值降低,但没有显著差异(图 5)。处理 4 d 和 7 d 时,各处理旗叶 SPAD 值大小顺序为遮光组 > 遮光渍水组 > 对照组 > 渍水组,且差异都显著。处理 11 d 时,遮光渍水复合胁迫处理旗叶 SPAD 值显著低于其他各组,遮光处理仍显著高于对照,渍水处理显著低于对照。

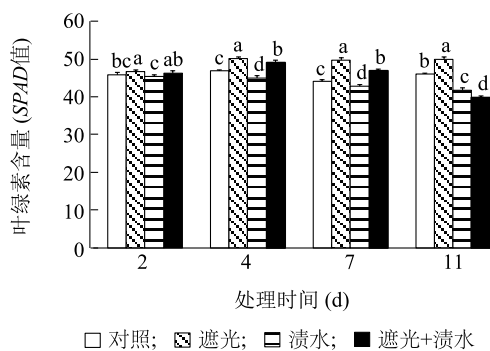


不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 4 遮光渍水处理下冬小麦旗叶蒸腾速率的变化

Fig.4 The change of flag leaf transpiration (T_r) of winter wheat in shading and waterlogging treatments

遮光处理提高了小麦旗叶 SPAD 值,渍水处理降低小麦旗叶 SPAD 值,遮光渍水复合胁迫处理对小麦旗叶 SPAD 值的影响呈先提高后降低的效果。



不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 5 遮光渍水处理下冬小麦旗叶绿素含量 (SPAD 值) 的变化

Fig.5 The change of flag leaf chlorophyll content (SPAD value) of winter wheat in shading and waterlogging treatments

2.6 渍水遮光对小麦产量及产量构成因素的影响

由表 1 可以看出,花后遮光、渍水、遮光渍水复合胁迫 3 种处理都显著降低了小麦穗粒数、千粒质量以及最终产量,其中,遮光渍水复合胁迫处理的穗粒数、千粒质量以及产量在各个处理中最低,说明遮光渍水对小麦产量及产量构成因素的影响最大。遮光处理的穗粒数、产量显著低于渍水处理,但是千粒质量却高于渍水处理,说明花后遮光处理对小麦穗粒数以及产量的影响更大,渍水处理对千粒质量胁迫效果更大。

表 1 不同处理对小麦产量和产量构成因素的影响

Table 1 Effects of shading and waterlogging treatments on yield and yield components of winter wheat

| 处理 | 1 m ² 穗数 | 穗粒数 | 千粒质量 (g) | 产量 (g/m ²) |
|-------|---------------------|-----------|-------------|------------------------|
| 对照 | 97.5±1.6a | 52.7±0.5a | 49.40±0.04a | 179.5±9.0a |
| 遮光 | 97.5±1.6a | 45.7±0.5c | 45.10±0.06b | 155.7±6.1c |
| 渍水 | 97.2±1.9a | 47.3±0.5b | 44.60±0.02c | 160.7±6.8b |
| 遮光+渍水 | 97.3±1.9a | 43.0±0.8d | 43.30±0.05d | 146.2±4.7d |

不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

3 讨论

花后遮光、渍水、遮光+渍水复合胁迫处理均显著降低小麦旗叶 P_n 、 G_s 、 T_r 值,这与前人在单一遮光或渍水条件下研究的结果一致^[14-16]。植物在生长发育过程中,往往会通过改变气孔开度等方式来调控自身与外界 CO_2 和水汽的交换,从而调节其光合速率与蒸腾速率^[17]。遮光处理的小麦旗叶净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度以及蒸腾速率都显著降低,气孔导度的变化与净光合速率和蒸腾速率的变化趋势基本一致。这与于显枫等^[18]研究结果不同。植物根据外界条件变化与植物自身生长状况,通过改变叶片气孔开放大小,使自身达到最大 CO_2 固定量与最小水分散失量^[19]。当空气 CO_2 浓度保持不变时,胞间 CO_2 浓度变化是气孔导度、叶肉导度和叶肉细胞光合活性变化的代数和^[20]。胞间 CO_2 浓度降低可能是由于气孔导度降低,叶肉导度减小,从而限制光合作用^[20]。随着净光合速率的降低,当气孔的部分关闭是叶片光合速率降低的主要原因时,胞间 CO_2 浓度降低;当叶肉细胞光合活性降低是叶片光合速率降低的主要原因时,胞间 CO_2 浓度升高^[21]。由此可以看出,小麦花后遮光处理净光合速率下降主要是由气孔限制引起的。随着处理时间延长遮光处理旗叶胞间 CO_2 浓度呈现下降趋势,而渍水处理和遮光渍水复合胁迫处理呈现上升趋势,可能是因为处理前期遮光和渍水胁迫都导致小麦胞间 CO_2 浓度增加,随着处理持续,渍水胁迫使小麦旗叶胞间 CO_2 浓度增加,其影响大于遮光胁迫对旗叶胞间 CO_2 浓度的影响,导致遮光渍水复合胁迫处理小麦旗叶胞间 CO_2 浓度呈现上升趋势。

渍水导致小麦旗叶 P_n 、 G_s 、 T_r 降低,可能是由于土壤渍水引起植物体内活性氧自由基积累^[14],活性

氧代谢的中间产物 H_2O_2 在损害细胞的同时也会导致气孔关闭^[22-23],进而影响光合代谢正常进行。渍水还会降低小麦叶片叶绿素含量^[24],造成植株早衰^[25],降低植株干物质与氮素的积累与运转^[12,26]。渍水处理前期,小麦旗叶 C_i 显著降低,随着处理时间延长开始增加,至处理后期与对照小麦旗叶 C_i 值无明显差异,而 P_n 、 G_s 、 T_r 仍显著降低。Sharma 等^[27]认为渍水使 G_s 与 C_i 都降低;Liao 等^[28]也认为渍水使 G_s 下降,而 P_n 不降低,导致 C_i 降低。说明渍水处理前期小麦旗叶净光合速率下降主要是由气孔限制引起的,处理后期主要是由非气孔限制引起的。

处理前期,与渍水胁迫相比遮光胁迫对小麦旗叶的影响较大,显著降低了小麦旗叶 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 值,处理后期渍水处理对小麦胁迫较大。这可能是由于大田小麦根系较发达,而渍水处理主要是通过根部胁迫进而影响小麦生长发育^[29],遮光主要影响小麦叶片光合作用。处理前期小麦对渍水胁迫有一定抵抗力,随着处理持续,渍水处理对小麦胁迫加深。小麦对遮光胁迫存在补偿机制,即通过增加底部叶片的叶面积和光合速率,来降低遮光对其生长发育的影响^[30]。

叶绿素是参与光合作用光能吸收、传递和转化的重要色素,叶片的光合速率与叶绿素含量有密切的关系^[31-32]。叶绿体色素含量除受植物本身遗传控制外,也受环境条件的影响,其中光照强度是最重要的影响因素。本试验中,遮光处理小麦旗叶叶绿素含量显著高于对照,说明遮光处理下小麦旗叶叶绿素含量呈上升趋势,有利于小麦提高吸收和利用光照的能力,以维持自身的生长发育^[33]。渍水处理显著降低叶绿素含量,说明渍水导致叶绿体合成受到抑制^[34]。遮光渍水复合处理在处理前期叶绿素含量降低幅度小于渍水处理,说明叶绿素合成过程中遮光胁迫对渍水胁迫有一定补偿作用,而处理后期叶绿素含量急剧下降,可能是由于遮光渍水复合胁迫造成小麦根系坏死,光合产物不能维持小麦正常生长使小麦早衰。

遮光与渍水胁迫都导致减产,可能是由于两逆境都影响小麦干物质的积累与转运,增加不孕小花数,降低灌浆速率,缩短灌浆持续期,降低穗粒数与千粒质量^[27,35-37],而成穗数在逆境产生胁迫前已经确定,逆境对其无显著影响。遮光处理穗粒数显著低于渍水处理,可能是由于籽粒形成期遮光处理的

光合速率较低,导致小花不孕空瘪颗粒增多。处理后期,遮光条件下小麦光合速率较高,干物质生产和积累速度较渍水处理提高^[38-39],千粒质量增加。遮光和渍水复合逆境显著降低小麦产量,可能是由于小麦根系受渍,地上部处于遮光逆境下衰老进程加快,其吸收、运输能力下降,氧气消耗加剧^[40]。植株地上部缺少光照,营养物质合成量减少,体内激素平衡被打破,加重渍害,胚乳细胞库容减小,库活降低导致减产^[14]。

参考文献:

- [1] HOOGENBOOM G. Climate change and global crop productivity [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112(2): 131-132.
- [2] 马鸿翔,王龙俊,姚金保,等. 江苏小麦品质现状与提升策略 [J]. *江苏农业学报*, 2013, 29(3): 468-473.
- [3] 陈留根,刘红江,沈明星,等. 不同播种方式对小麦产量形成的影响 [J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(4): 786-791.
- [4] 孙本普,李 萌,刘 锋,等. 气象条件和栽培因素对高产小麦生长发育的影响研究 [J]. *湖北农业科学*, 2011, 50(1): 21-29.
- [5] 曹燕燕,廖平安,葛昌斌,等. 不同施肥处理对砂姜黑土地小麦个体发育、灌浆特性及产量的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(6): 158-161.
- [6] IPCC. Climate change 2014: impact adaptation, and vulnerability [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [7] 翟建青,占明锦,苏布达,等. 对 IPCC 第五次评估报告中有关淡水资源相关结论的解读 [J]. *气候变化研究进展*, 2014, 10(4): 240-245.
- [8] 蔡 剑,姜 东. 气候变化对中国冬小麦生产的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(9): 1726-1733.
- [9] 吴元奇,李朝苏,樊高琼,等. 渍水对四川小麦生理性状及产量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2015, 26(4): 1162-1170.
- [10] 范雪梅,姜 东,戴廷波,等. 花后干旱和渍水下氮素供应对小麦籽粒蛋白质和淀粉积累关键调控酶活性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2005, 38(6): 1132-1141.
- [11] 姜 东,谢祝捷,曹卫星,等. 花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响 [J]. *作物学报*, 2004, 30(2): 175-182.
- [12] 范雪梅,姜 东,戴廷波,等. 花后干旱和渍水下氮素供应对小麦碳氮运转的影响 [J]. *水土保持学报*, 2004, 18(6): 63-67.
- [13] SABINE D M, JEUFFROY M H. Partitioning of dry matter and nitrogen to the spike throughout the spike growth period in wheat crops subjected to nitrogen deficiency [J]. *Field Crops Research*, 2001, 70(2): 153-165.
- [14] 吴进东,李金才,魏凤珍,等. 花后渍水高温交互效应对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响 [J]. *作物学报*, 2012, 38(6): 1071-1079.
- [15] 李华伟. 遮光和渍水对小麦产量和品质的影响及其生理机制

- [D]. 南京:南京农业大学, 2011.
- [16] 闫素辉,李文阳,杨安中,等. 弱光对小麦花后旗叶光合及籽粒灌浆的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(1):77-81.
- [17] 谢田玲,沈禹颖,邵新庆,等. 黄土高原4种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日动态及水分利用效率[J]. 生态学报, 2004, 24(8):1678-1685.
- [18] 于显枫,张绪成. 高CO₂浓度和遮荫对小麦叶片光能利用特性及产量构成因子的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(7):895-900.
- [19] 林保花,刘金祥,肖生鸿,等. 粤西乡土香根草光合生理生态特征日动态分析[J]. 应用生态学报, 2006, 17(11):2041-2045.
- [20] 陈根云,陈娟,许大全. 关于净光合速率和胞间CO₂浓度关系的思考[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(1):64-66.
- [21] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4):241-244.
- [22] KIM T H, BÖHMER M, HU H H, et al. Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 561-591.
- [23] ZHANG X, ZHANG L, DONG F, et al. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid induced stomatal closure in *Vicia faba* [J]. Plant Physiology, 2001, 126: 1438-1448.
- [24] 吴晓丽,汤永禄,李朝苏,等. 不同生育时期渍水对冬小麦旗叶叶绿素荧光及籽粒灌浆特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(3):309-318.
- [25] 姜东燕,于振文. 土壤水分对小麦产量和品质的影响[J]. 核农学报, 2007, 21(6):641-645.
- [26] 谢祝捷,姜东,曹卫星,等. 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[J]. 作物学报, 2004, 30(10):1047-1052.
- [27] SHARMA P K, SHARMA S K, CHOI I Y. Individual and combined effects of waterlogging and alkalinity on yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) imposed at three critical stages[J]. Physiol Mol Biol Plants, 2010, 16(3):317-320.
- [28] LIAO C T, LIN C H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress [J]. Proc Natl Sci Counc ROC (B), 2001, 25(3):148-157.
- [29] SETTER T L, WATERS I. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats[J]. Plant and Soil, 2003, 253(1):1-34.
- [30] MU H, JIANG D, WOLLENWEBER B, et al. Long-term low radiation decreases leaf photosynthesis, photochemical efficiency and grain yield in winter wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2010, 196(1):38-47.
- [31] 许大全. 植物光合机构的光破坏防御[J]. 科学, 2002(1): 16-20.
- [32] 姚允聪,王绍辉,孔云. 弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化[J]. 中国农业科学, 2007, 40(4): 855-863.
- [33] DAI Y, SHEN Z, LIU Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. Environ Exp Bot, 2009, 65: 177-182.
- [34] KUMUTHA D, EZHILMATHI K, SAIRAM R K, et al. Waterlogging induced oxidative stress and antioxidant activity in pigeonpea genotypes[J]. Biol Plant, 2009, 53: 75-84.
- [35] ZHAO H, DAI T B, JING Q, et al. Leaf senescence and grain filling affected by post-anthesis high temperatures in two different wheat cultivars[J]. Plant Growth Regul, 2007, 51: 149-158.
- [36] 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 and Crop Science, 2013, 199(1): 38-48.
- [37] LI H W, CAI J, LIU F L, et al. Generation and scavenging of reactive oxygen species in wheat flag leaves under combined shading and waterlogging stress[J]. Functional Plant Biology, 2012, 39(1): 71-81.
- [38] 朱萍,杨世民,马均,等. 遮光对杂交水稻组合生育后期光合特性和产量的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(11):2003-2009.
- [39] 刘杨,石春林,宣守丽,等. 不同生育期渍水寡照对小麦产量构成的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(10):124-127.
- [40] 吕璞,王小燕. 渍水对小麦生长发育以及产量影响的研究进展[J]. 农村经济与科技, 2015, 26(5):6-8.

(责任编辑:张震林)