

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2019.07.005

王宏杰,李文阳,邵庆勤,等.灌浆期涝害对小麦旗叶光合特性影响及降渍恢复效应[J].中国农业气象,2019,40(7):460-466

灌浆期涝害对小麦旗叶光合特性影响及降渍恢复效应^{*}

王宏杰^{1,2}, 李文阳¹, 邵庆勤¹, 许 峰¹, 张从宇¹, 闫素辉^{1**}

(1. 安徽科技学院农学院, 凤阳 233100; 2. 华南农业大学农学院, 广州 510000)

摘要: 2015—2016 年以小麦品种烟农 19 为材料, 采用盆栽实验研究灌浆期持续 6d 和 9d 涝害处理对旗叶光合特性的影响及水分胁迫解除后旗叶光合特性的变化。结果表明: 灌浆期涝害会显著降低小麦旗叶的净光合速率 ($P<0.05$), 但不同处理下降的幅度存在差异; 涝害 6d 处理 (WL6) 和涝害 9d 处理 (WL9) 净光合速率分别降至正常水分处理 (对照, CK) 的 82.0% 和 71.5%; 水分胁迫解除后 3d, WL6 处理的净光合速率得到恢复, 与 CK 表现一致, 而 WL9 处理的旗叶净光合速率与 CK 差异显著, 仅恢复至 CK 的 86.3%。涝害阶段及水分胁迫解除后 3d, 小麦旗叶 SPAD 值的变化趋势与净光合速率基本保持一致。与涝害 9d 处理相比, 涝害 6d 处理进行降渍以后, 小麦叶片的光合特性能得到较好恢复。涝害期间, WL6 处理的旗叶胞间 CO_2 浓度较对照显著升高, 表明涝害 6d 后旗叶净光合速率下降的主要原因是由于非气孔因素所致; WL9 处理气孔导度显著下降的同时, 胞间 CO_2 浓度却无显著变化, 说明涝害 9d 后小麦叶片的低光合作用主要也是受到了非气孔因素的影响, 与叶片气孔的张开程度无关。

关键词: 小麦; 灌浆期; 涝害; 光合速率; 恢复

Effect of Waterlogging on Photosynthetic Characteristics of Wheat Flag Leaves during Grain Filling and Recovery Effect of Water Stress Relief

WANG Hong-jie^{1,2}, LI Wen-yang¹, SHAO Qing-qin¹, XU Feng¹, ZHANG Cong-yu¹, YAN Su-hui¹

(1. College of Agriculture, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China; 2. College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510000)

Abstract: In this study, the effects on photosynthetic characteristic of flag leaf under the treatments at 6 days and 9 days during waterlogging and 3 days after relief of water stress were investigated using wheat cultivar Yannong 19 in pot culture both in 2015 and in 2016, respectively. The results showed that the net photosynthetic rate of wheat leaves at the filling stage was significantly reduced by waterlogging with differences in the extent of decline among all the treatments. The net photosynthetic rates (NPRs) of flag leaf after 6 days waterlogging (WL6) and 9 days waterlogging (WL9) were 82.0% and 71.5% of those of control treatment (CK), respectively. The NPRs of flag leaf under WL6 treatment were recovered after the water stress relieved for three days with the consistent performance of CK, while the NPR of flag leaf under WL9 treatment was recovered to 86.3% compared to that of CK with a significant difference. The SPAD values of wheat flag leaf showed a consistent trend with that of the NPR under waterlogging treatment after the water stress was relieved for three days. After the water stress was relieved, the photosynthetic characteristics of WL6 could be recovered better than those of WL9. During waterlogging, the intercellular CO_2 concentration of WL6 was significantly higher than that of the control, indicating that the NPR

* 收稿日期: 2018-12-19 **通讯作者。E-mail: yansh@ahstu.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFD0300408; 2018YFD0300902); 安徽省自然科学基金项目 (1408085MC48; 1408085QC54)

作者简介: 王宏杰 (1996-), 硕士生, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: 1270405363@qq.com

decrease of flag leaf after 6 days of waterlogging was due to non-stomatal factors. While the stomatal conductance on leave under WL9 treatment decreased significantly, there was no significant change in intercellular CO₂ concentration. The results suggested that the low photosynthesis of wheat leaves after waterlogging for 9 days was mainly affected by non-stomatal factors regardless of the stomatal opening.

Key words: Wheat; Grain filling stage; Waterlogging; Photosynthetic rate; Restoration

土壤水分是决定植物生长和发育的一个重要因素,作物的各项生理活动都离不开水,但土壤水分过多又会破坏植物体的水分平衡,不仅会影响植物的光合特性,还会影响作物的覆盖区域^[1]。淹水给植物带来的缺氧逆境胁迫对作物的伤害在通常情况下是不可逆转的^[2]。涝害的发生通常会伴随光照不足的问题,气体难以扩散,导致净光合速率和气孔开度降低^[3]。另一方面,涝害严重阻碍了植物体内色素和物质的运转,同时过氧化产物的含量增加^[4],叶绿素含量降低,植株体内干物质与氮素的积累和运转受阻^[5],根冠比失调^[6],抗倒性降低^[7],从而严重降低植物的生物产量^[8-9]。为了适应这种逆境,植物也会通过调节自身生理机制来保证水分胁迫下的生命活动^[10]。

水分过多不仅是影响作物区域分布和产量的主要生态因子之一^[11],也是一个影响作物生长的重要因素,尤其是对小麦开花灌浆期旗叶光合等生理指标的影响,这直接关系到产量的高低^[12]。宁金花等^[13]研究发现,水稻产量70%以上得益于灌浆期功能叶的光合积累,灌浆期若受涝将会限制功能叶的作用,植物体内源库关系紊乱,生物产量下降。小麦旗叶片面积大,细胞中叶绿体数目较多,叶绿体中基粒数量多,基粒类囊体数量多。有研究表明,在小麦的灌浆过程中,小麦胚乳中的淀粉主要由旗叶提供,旗叶的生长发育能显著影响小麦的产量,并对小麦籽粒的产量有着决定性的作用^[14]。在中国,涝害频发的地区有长江中下游和黄淮平原等,而小麦在生育后期易受到渍涝危害,而灌浆过程是决定粒重和粒数的关键时期,对小麦生产影响较大^[15]。净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间CO₂浓度是植物在淹水胁迫下光合生理响应的重要指标^[16]。据不完全统计,因涝渍灾害而引起的小麦减产能达到小麦总产的20%~50%^[17-18]。小麦灌浆期水分胁迫时间不断延长的大背景,严重影响小麦生产^[19]。

前人对涝害胁迫下小麦的生理特性研究大多侧重在不同时期涝害对小麦生理反应的影响,仅单一

探讨了小麦受到涝害后不同时期的生长情况,而对于不同持续时期水分胁迫解除后的生理恢复情况研究,报道较少。本研究以小麦品种烟农19为材料,采用盆栽实验方法,分析不同持续时间涝害在解除水分胁迫后叶片光合作用参数的变化,研究灌浆期涝害对小麦旗叶光合特性影响及降渍恢复效应,以为小麦抗涝栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验以小麦品种烟农19为材料,于2015年11月~2016年5月在安徽科技学院作物科技种植园(凤阳校区)农场进行,采用相同规格的塑料盆进行盆栽实验,盆内径20cm,深度36cm,下部带有排水口和托盘,每盆装土8kg。共设3个处理:正常水分处理(对照,CK),试验期间用滴灌装置浇水,土壤相对含水量在75%上下,用烘干法测得;涝害6d处理(WL6),土表以上保持5~6cm水层;涝害9d处理(WL9),土表以上保持5~6cm水层。每个处理20盆,每盆定植三叶一心期小麦20株。从小麦灌浆期(4月20日)开始涝害处理,处理结束后分别对WL6和WL9处理进行降渍,让多余的水分从排水口流出,用烘干法测定土壤相对含水量并将其控制在75%上下。

1.2 测定项目与方法

涝害处理开始至结束后3d,每3d从每处理中随机抽取10株测定小麦叶片光合作用相关参数。用SPAD-502型叶绿素仪(日本产)无损测定小麦旗叶的叶绿素相对含量,常温常湿下,精度为±1.0%;用CI-340型手持式光合测定仪(美国产)测定小麦旗叶光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间CO₂浓度等光合参数。小麦叶片光合参数测定时间为每日9:00~11:00,测定时使用人工光源,PAR为1200 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.3 数据分析

用Microsoft Excel 2010和DPS7.05等软件进行数据处理。

2 结果与分析

2.1 洪涝对叶绿素含量的影响及降渍恢复

由图 1 可以看出, 正常水分条件下, 小麦灌浆期(4月 20–29 日)旗叶叶绿素相对含量(SPAD 值)随着生育进程略有下降的趋势。受洪 6d(WL6)和 9d(WL9)后, 旗叶叶绿素含量也随着生育进程下降, 但不同处理下降的幅度有差异; 受洪 6d(WL6)处理旗叶 SPAD 值略低于 CK 但差异不显著, 受洪 9d(WL9)处理旗叶 SPAD 值显著低于 CK($P < 0.05$), 仅为 CK 的 76.1%。洪涝排除后 3d, 小麦旗叶的叶绿素含量得到恢复, SPAD 值有一定提高, 但不同处理恢复后 SPAD 值与 CK 差异明显不同; WL6 处理中旗叶 SPAD 值与 CK 一致, 而 WL9 处理中旗叶 SPAD 值与 CK 差异显著($P < 0.05$), 仅恢复到 CK 的 82.3%。

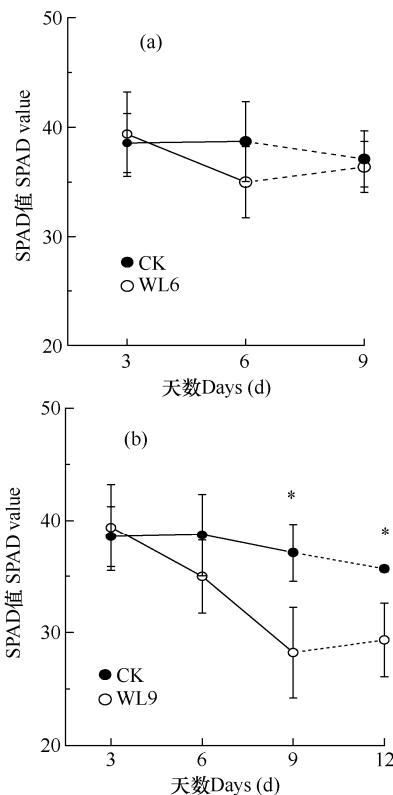


图 1 灌浆期洪涝 6d (WL6,a) 和 9d (WL9,b) 处理及胁迫解除 3d 后小麦旗叶的 SPAD 值

Fig.1 SPAD values change on the wheat flag leaves under waterlogging stress for 6 days (WL6, a) and 9 days (WL9, b) and waterlogging relief for 3 days during grain filling

注: *代表处理间差异显著($P < 0.05$)。短线表示标准误。虚线表示胁迫解除 3d 后的恢复情况。下同。

Note: * indicates significantly different between treatments ($P < 0.05$). The short line indicates the standard error. The dotted line indicates the recovery after waterlogging relief for 3 days. The same as below.

可见, 洪涝 6d 对小麦旗叶叶片 SPAD 值无明显影响, 洪涝 9d 显著降低小麦旗叶 SPAD 值, 且在水分胁迫解除 3d 后未能恢复。

2.2 洪涝对净光合速率的影响与降渍恢复

由图 2 可以看出, 在正常水分条件下, 随着小麦的生育进程旗叶的净光合速率先呈逐渐下降趋势, 在灌浆第 6 天(即受洪 6d)达到谷值, 之后有所回升。受洪 6d 和 9d 后, 旗叶净光合速率都随着生育进程呈现下降的趋势, 但不同处理的下降幅度有所差异; WL6 处理旗叶净光合速率显著低于 CK, 仅为 CK 的 82.0%; WL9 处理旗叶净光合速率亦显著低于 CK ($P < 0.05$), 仅为 CK 的 71.5%。洪涝排除后 3d, 小麦旗叶的净光合速率得到恢复, 但不同处理恢复后的净光合速率与 CK 的差异明显不同; WL6 处理旗叶净光合速率与 CK 表现一致, 而 WL9 处理旗叶净光合速率与 CK 差异显著($P < 0.05$), 仅恢复到 CK 的 86.3%。可见, 洪涝会显著降低小麦旗叶净光合速率, 不同的是, 洪涝 6d 处理在水分胁迫解除 3d 后尚能恢复, 洪涝 9d 在水分胁迫解除 3d 后未能恢复。

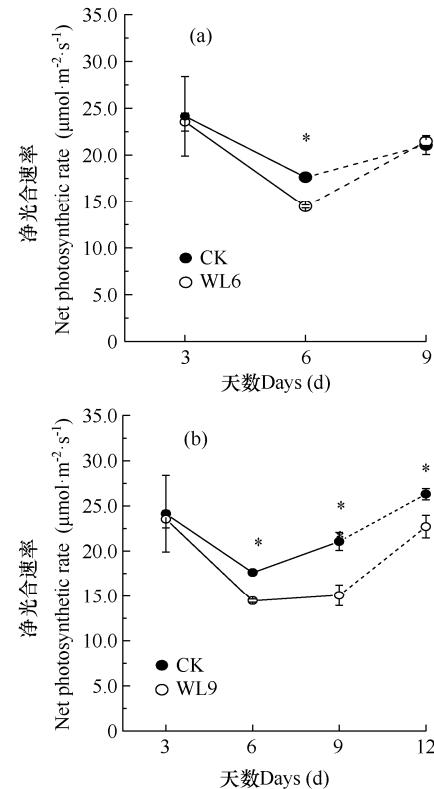


图 2 灌浆期洪涝 6d (WL6,a) 和 9d (WL9,b) 处理及胁迫解除 3d 后小麦旗叶的净光合速率

Fig.2 Net photosynthetic rate change on the wheat flag leaves under waterlogging stress for 6 days (WL6, a) and 9 days (WL9, b) and waterlogging relief for 3 days

2.3 洪涝对蒸腾速率的影响与降渍恢复

由图 3 可以看出, 正常水分条件下, 小麦在灌浆期随着生育期的延长, 旗叶蒸腾速率先逐渐提高, 在灌浆第 6 天达到峰值, 之后急剧下降。受涝 6d 和 9d 后, 旗叶蒸腾速率的变化趋势不一致; WL6 处理蒸腾速率显著高于 CK, 增幅为 34.8%。WL9 处理旗叶蒸腾速率与 CK 接近。水分胁迫解除后 3d, WL6 处理的旗叶蒸腾速率显著高于 CK 79.7%, WL9 处理与 CK 仍无明显差异。可见洪涝 6d 处理显著提高了小麦旗叶蒸腾速率, 在水分胁迫解除后不能恢复; 洪涝 9d 处理对小麦旗叶蒸腾速率无明显影响。

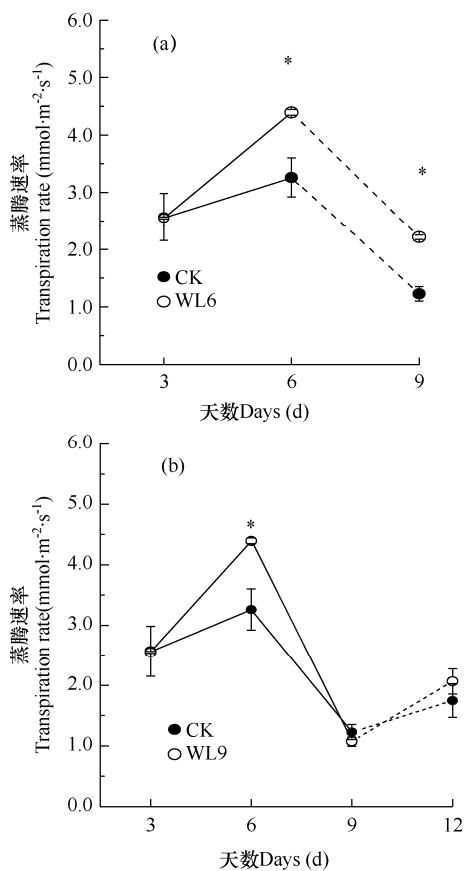


图 3 灌浆期涝害 6d (WL6,a) 和 9d (WL9,b) 处理及胁迫解除 3d 后小麦旗叶的蒸腾速率

Fig.3 Transpiration rate change on the wheat flag leaves under waterlogging stress for 6 days (WL6,a) and 9 days (WL9,b) and waterlogging relief for 3 days

2.4 洪涝对气孔导度的影响与降渍恢复

图 4 给出了洪涝胁迫下小麦旗叶气孔导度的变化。由图可见, 正常水分条件下, 小麦在灌浆期随着生育期的延长, 旗叶气孔导度呈现先迅速降低后逐渐上升的趋势, 在灌浆期第 6 天达到最小。受涝

6d 和 9d 后, 旗叶气孔导度随着生育进程的延长表现出不同的变化趋势, WL6 处理旗叶气孔导度大小与 CK 一致, WL9 处理旗叶气孔导度显著低于 CK, 仅为 CK 的 71.6%, 恢复后 3d 仍显著低于 CK, 仅为 CK 的 69.1%。可见, 洪涝 6d 对小麦旗叶气孔导度无明显影响, 洪涝 9d 会显著降低小麦旗叶气孔导度, 且在水分胁迫解除 3d 后未能恢复。

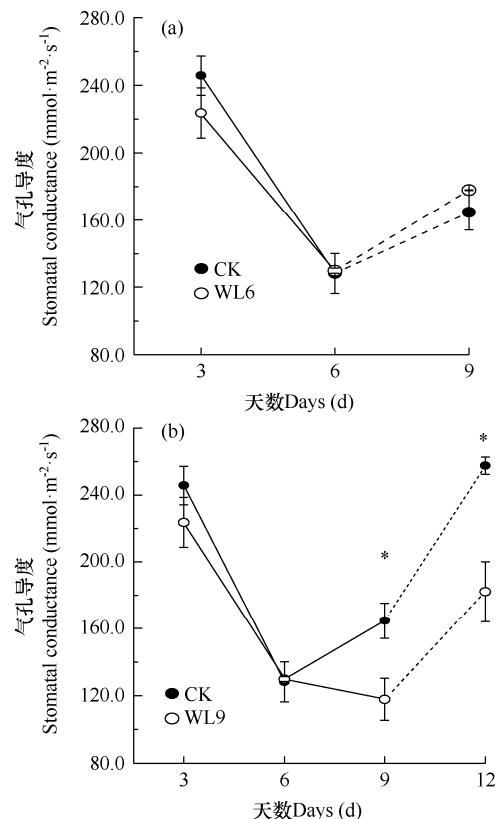


图 4 灌浆期涝害 6d (WL6,a) 和 9d (WL9,b) 处理及胁迫解除 3d 后小麦旗叶的气孔导度

Fig.4 Stomatal conductance change on the wheat flag leaves under waterlogging stress for 6 days (WL6,a) and 9 days (WL9,b) and waterlogging relief for 3 days

2.5 洪涝对胞间 CO₂ 浓度的影响与降渍恢复

从图 5 可以看出, 正常水分条件下, 小麦灌浆期旗叶的胞间 CO₂ 浓度随着生育进程表现出逐渐升高再逐渐降低的趋势, 在灌浆第 6 天达到峰值。受涝 6d 和 9d 后, 旗叶胞间 CO₂ 浓度变化趋势不一致, WL6 处理旗叶胞间 CO₂ 浓度仅为 CK 的 80.5%, 二者差异达到显著水平, WL9 处理胞间 CO₂ 浓度略高于 CK, 差异不显著。水分胁迫解除 3d 后, 两个处理小麦旗叶胞间 CO₂ 浓度均显著高于 CK, 涨幅分别为 21.4% 和 7.2%。可见, 小麦受到洪涝持续时间的

不同对旗叶胞间 CO_2 浓度的影响也不同, 洪害 6d 可以显著提高小麦旗叶胞间 CO_2 浓度, 在水分胁迫解除之后不能恢复; 洪害 9d 处理对旗叶胞间 CO_2 浓度无明显影响。

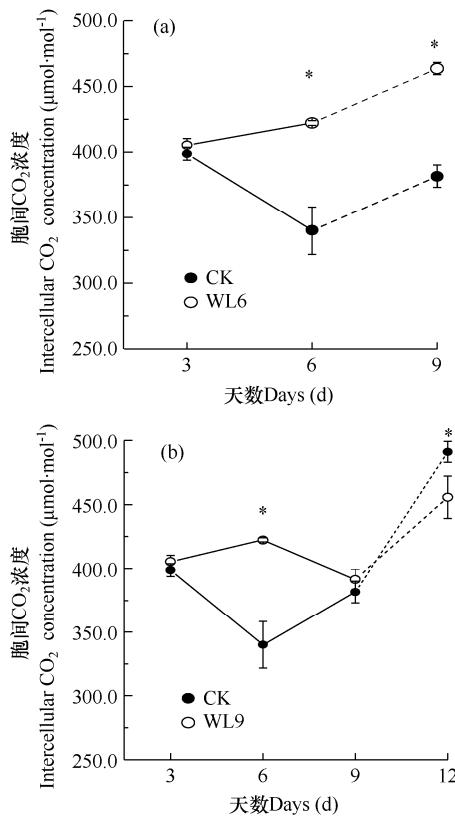


图 5 灌浆期洪害 6d (WL6,a) 和 9d (WL9,b) 处理及胁迫解除 3d 后小麦旗叶的胞间 CO_2 浓度

Fig.5 Intercellular CO_2 concentration change on the wheat flag leaves under waterlogging stress for 6 days (WL6,a) and 9 days (WL9,b) and waterlogging relief for 3 days

3 结论与讨论

3.1 讨论

淹水胁迫会对植物的生长及生理代谢造成严重影响, 随着胁迫时间延长或程度加深, 植物受害越严重。研究表明, 玉米、小麦遭到水分胁迫后, 叶片净光合速率和蒸腾速率会显著降低^[20–21]。洪害不仅降低小麦体内光合产物积累, 还会使小麦植株根冠比下降、叶绿素含量降低, 特别是洪害后期明显加速小麦衰老。叶绿素的含量变化是植物对水分胁迫响应较为敏感的生理指标之一, 反映了植物叶片的光合性能及衰老程度^[22]。本研究表明, 小麦在灌浆期受到洪害后, 与对照相比, 旗叶的叶绿素含量显著下降, 但不同洪害时间处理下降幅度有差异。

与对照相比, WL6 处理和 WL9 处理旗叶净光合速率分别下降了 18% 和 28.5%。洪涝胁迫解除后 3d, 洪害 6d 处理的叶片净光合速率与 CK 表现一致, 恢复到了正常水分条件下的状态, 而洪害 9d 处理的净光合速率仍显著低于对照, 仅恢复至 CK 的 86.3%。表明对这两个洪害处理的水分胁迫解除之后, 与 WL9 处理相比, 洪害 6d 的叶片净光合速率可以得到较好的恢复。

本研究表明, 小麦在灌浆期洪害期间, 旗叶 SPAD 值和净光合速率变化趋势一致, 均显著低于 CK; 恢复 3d 后, 旗叶的 SPAD 值和净光合速率变化趋势亦一致, 均呈逐渐上升趋势, 可见, 受到洪害处理的小麦在水分胁迫解除之后, 旗叶的 SPAD 值和净光合速率变化趋势一致, 均显著低于 CK, 表明洪害可以通过降低小麦叶片的叶绿素含量, 从而阻碍叶片的光合作用, 这与前人在玉米上的研究结果一致^[21], 降渍以后可以提高叶片色素含量从而提高小麦叶片光合作用。本研究亦表明, 灌浆期洪害 3d, 小麦叶片光合特性较对照无显著差异, 灌浆期洪害 6d 及 6d 以上, 小麦叶片光合特性显著低于对照; 水分胁迫解除之后, 与洪害 9d 处理相比, 洪害 6d 处理小麦旗叶的净光合速率能得到较好恢复。

影响植物叶片光合性能的原因主要分为气孔限制和非气孔限制。Sharkey 等^[23]研究后发现, 在植物光合作用的研究中, 胞间 CO_2 浓度的变化方向是明确光合速率变化原因的主要因子, 也是明确光合作用受限是否为气孔因素的不可或缺的必要条件, 当叶片净光合速率降低但细胞间 CO_2 浓度升高时, 植物光合作用受限一般是一些非气孔因素; 而气孔导度与胞间 CO_2 浓度同时下降时, 净光合速率下降主要受气孔限制影响。本研究中与对照相比, WL6 处理的小麦净光合速率呈现下降的趋势, 但是胞间 CO_2 浓度却显著上升, 说明此时小麦叶片的净光合速率下降不是气孔导度的下降而导致 CO_2 供应减少所致, 而是由于非气孔因素阻碍了植物对 CO_2 的利用, 造成细胞间 CO_2 的积累^[24]; WL9 处理的小麦净光合速率也呈现下降的趋势, 与之相对应的气孔导度显著下降的同时, 胞间 CO_2 浓度却无显著变化, 说明洪害 9d 小麦叶片的低光合作用主要也是受到了非气孔因素的影响, 这可能是由于小麦叶片光合活性的降低引起的, 如叶片 SPAD 值、光合羧化酶活性^[25]等的降低。本研究表明, 洪害 6d 及以上, 随着洪害天

数的延长,小麦品种烟农19光合作用的降低是受到了非气孔因素的影响,与叶片气孔的张开程度无关。

3.2 结论

灌浆期涝害3d,小麦叶片的光合特性较正常水分条件下的对照无显著差异,灌浆期涝害6d及6d以上,小麦叶片的光合特性显著低于对照;水分胁迫解除后,与涝害9d处理相比,涝害6d处理小麦旗叶的净光合速率能得到较好恢复。涝害6d及以上,随着生育期的推移,小麦品种烟农19光合作用的降低是受到了非气孔因素的影响,与叶片气孔的张开程度无关。

参考文献 References

- [1]曾建军,时明芝.植物涝害生理研究进展[J].聊城大学学报(自然科学版),2004,17(3):54-56.
- Zeng J J,Shi M Z.Advances in the study on physiological damage of flood[J].Journal of Liaocheng University(Natural Science Edition),2004,17(3):54-56.(in Chinese)
- [2]Wei X,Liu M,Wang S,et al.Seed morphological traits and seed element concentrations of an endangered tree species displayed contrasting responses to waterlogging induced by extreme precipitation[J].Flora,2018,246:19-27.
- [3]柴雨葳,黄彩霞,陆军胜,等.水分胁迫条件下低温对小麦幼苗生长发育的影响[J].灌溉排水学报,2017,36(4):53-58.
- Chai Y W,Huang C X,Lu J S,et al.Effects of low temperature on growth and development of wheat seedling under drought[J].Journal of Irrigation and Drainage,2017,36(4):53-58.(in Chinese)
- [4]陈玉明.猕猴桃耐淹砧木响应低氧胁迫的生理研究[D].杭州:浙江农林大学,2018.
- Chen Y M.Physiological research on the response of kiwifruit tolerant-rootstock to hypoxia stress[D].Hangzhou:Zhejiang A&F University,2018.(in Chinese)
- [5]范雪梅,戴廷波,姜东,等.花后干旱与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.
- Fan X M,Dai T B,Jiang D,et al.Effects of nitrogen rates on carbon and nitrogen assimilate translocation in wheat grown under drought and waterlogging from anthesis to maturity[J].Journal of Soil and Water Conservation,2004,18(6):63-67.(in Chinese)
- [6]李彪,孟兆江,段爱旺,等.调亏灌溉对夏玉米根冠生长关系的调控效应[J].干旱地区农业研究,2018,36(5):169-175.
- Li B,Meng Z J,Duan A W,et al.Effect of regulated deficit irrigation on growth relation of root to shoot in summer maize [J].Agricultural Research in the Arid Areas,2008,36(5):169-175.(in Chinese)
- [7]Nguyen T,Son S,Jordan M C,et al.Lignin biosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.):its response to waterlogging and association with hormonal levels[J].BMC Plant Biology,2016,16(1):1-16.
- [8]Zhang J,Blackmer A M,Ellsworth J W,et al.Sensitivity of chlorophyll meters for diagnosing nitrogen deficiencies of corn in production agriculture[J].Agronomy Journal,2008,100(3):543-550.
- [9]邱牧,李娜,黄进勇,等.渍害胁迫条件下不同玉米品种生理生态特征与经济性状的研究[J].山东农业科学,2014,46(8):54-56.
- Qiu M,Li N,Huang J Y,et al.Study on physiological and ecological characteristics and economic characters of maize varieties under waterlogged stress[J].Shandong Agricultural Science,2014,46(8):54-56.(in Chinese)
- [10]潘澜,薛立.植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J].生态学杂志,2012,31(10):2662-2672.
- Pan L,Xue L.Plant physiological mechanisms in adapting to waterlogging stress[J].Chinese Journal of Ecology,2012,31(10):2662-2672.(in Chinese)
- [11]Ihuoma S O,Madramootoo C A.Recent advances in crop water stress detection[J].Computers and Electronics in Agriculture,2017,141:267-275.
- [12]吕金印,山仑,高俊凤,等.干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2003,21(2):77-81.
- Lv J Y,Shan L,Gao J F,et al.Effects of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat[J].Agricultural Research in Arid Areas,2003,21(2):77-81.(in Chinese)
- [13]宁金花,霍治国,陆魁东,等.不同生育期淹涝胁迫对杂交稻形态特征和产量的影响[J].中国农业气象,2013,34(6):678-684.
- Ning J H,Huo Z G,Lu K D,et al.Effects of water logging on morphological characteristics and yield of hybrid rice during growth stages[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2013,34(6):678-684.(in Chinese)
- [14]李倩,齐凌云,殷俐娜,等.低氮诱导小麦灌浆期旗叶衰老与膜脂的关系[J].作物学报,2018,44(8):1221-1228.

- Li Q,Qi L Y,Yin L N,et al.Relationship between lipid and flag leaf senescence induced by low nitrogen stress during grain filling of wheat [J].*Acta Agronomica Sinica*,2018,44(8):1221-1228.(in Chinese)
- [15] 杨笑彦,朱建强.6-苄氨基腺嘌呤与化肥配施减轻小麦灌浆期渍涝危害[J].江苏农业科学,2016,44(7):129-131.
- Yang X Y,Zhu J Q.Combined application of 6-benzylamine adenine and chemical fertilizer can reduce waterlogging hazard during wheat filling[J].*Jiangsu Agricultural Science*,2016,44(7):129-131.(in Chinese)
- [16] 于奇,冯乃杰,王诗雅,等.S3307 对始花期和始粒期淹水绿豆光合作用及产量的影响[J/OL].作物学报,<http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20190307.1438.002.html>.
- Yu Q,Feng N J,Wang S Y,et al.Effects of S3307 on the photosynthesis and yield of mung bean at R1 and R5 stages under waterlogging stress[J/OL].*Acta Agronomica Sinica*,<http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20190307.1438.002.html>.
- [17] Zhang H,Turner N C,Poole M L,et al.Crop production in the high rainfall zones of southern Australia-potential,constraints and opportunities[J].*Australian Journal of Experimental Agriculture*,2006,46(8):1035-1049.
- [18] 刘玲,沙奕卓,白月明.中国主要农业气象灾害区域分布与减灾对策[J].自然灾害学报,2003,12(2):92-97.
- Liu L,Sha Y Z,Bai Y M.Regional distribution of main agrometeorological disasters and disaster mitigation strategies in China [J].*Journal of Natural Disasters*,2003,12(2):92-97.(in Chinese)
- [19] 田琳,谢晓金,包云轩,等.不同生育期水分胁迫对夏玉米叶片光合生理特性的影响[J].中国农业气象,2013,34(6):655-660.
- Tian L,Xie X J,Bao Y X,et al.Effects of moisture stress on photosynthetic characteristics of summer maize leaf during growth stages[J].*Chinese Journal of Agrometeorology*,2013,34(6):655-660.(in Chinese)
- [20] 邓丽娜,梁涛,张子学,等.苗期涝害对夏玉米叶片光合特性的影响[J].安徽科技学院学报,2015,29(6):41-46.
- Deng L N,Liang T,Zhang Z X,et al.Effects of waterlogging on photosynthetic characteristics of maize leaves at seedling stage [J].*Journal of Anhui Science and Technology University*,2015,29(6):41-46.(in Chinese)
- [21] 吕军.渍水对冬小麦生长的危害及其生理效应[J].植物生理学报,1994,20(3):221-226.
- Lv J.The injury to winter wheat growth by soil waterlogging and its mechanism[J].*Acta Phytophysiologica Sinica*,1994,20(3):221-226.(in Chinese)
- [22] 刘凯文,苏荣瑞,朱建强,等.棉花苗期叶片关键生理指标对涝渍胁迫的响应[J].中国农业气象,2012,33(3):442-447.
- Liu K W,Su R R,Zhu J Q,et al.Dynamic responses of main physiological indices in cotton leaf to waterlogging stress at seedling stage[J].*Chinese Journal of Agrometeorology*,2012,33(3):442-447.(in Chinese)
- [23] Sharkey T D,Imai K,Farquhar G D,et al.A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO₂[J].*Plant Physiology*,1982,69(3):657-659.
- [24] 戴高兴,彭克勤,邓国富,等.聚乙二醇模拟干旱对耐低钾水稻幼苗光合特性的影响[J].中国水稻科学,2008,22(1):99-102.
- Dai G X,Peng K Q,Deng G F,et al.Effects of drought stress simulated by polyethylene glycol on photosynthetic characteristics in low potassium tolerant rice seedlings [J].*Chinese Rice Science*,2008,22(1):99-102.(in Chinese)
- [25] 韩建民,董永华,史吉平,等.干旱对小麦幼苗 PEP 羧化酶及细胞保护酶活性的影响[J].河北农业大学学报,1994,17(S1):72-76.
- Han J M,Dong Y H,Shi J P,et al.The effect of drought stress on the activities of PEP carboxylase and protective enzymes in wheat seedlings[J].*Journal of Hebei Agricultural University*,1994,17(S1):72-76.(in Chinese)