

花前光照亏缺对水稻物质积累及生理特性的影响*

杨 东^{1,2} 段留生^{1**} 谢华安^{2**} 李召虎¹ 黄庭旭²

(1. 中国农业大学作物化学控制研究中心 北京 100193; 2. 福建省农业科学院水稻研究所 福州 350018)

摘 要 以超级杂交稻“Ⅱ优航 2 号”为试验材料, 大田条件下, 水稻拔节期~始穗期设置 55% 和 85% 两个遮光处理, 以全生育期自然光为对照, 对花前光照亏缺条件下水稻物质积累及生理特性进行研究。结果表明, 花前光照亏缺极显著地降低了水稻产量, 遮光 55% 和 85% 处理的产量比自然光对照分别降低 48.25% 和 70.54%, 产量降低主要是由于单位面积有效穗数和穗粒数降低; 但结实率在各处理之间无显著差异; 生物产量和收获指数显著下降。花前光照亏缺抑制了花前物质的积累、运转率、对籽粒贡献率, 并随着强度增加, 受抑制程度加大。生理特性研究结果表明, 随光照亏缺程度增加, 水稻叶片硝酸还原酶活性、净光合速率和稻株伤流量受抑制程度增加, 丙二醛含量增加幅度加大。光照亏缺引起了功能叶片光合性能、膜系统及根系活力等功能的全面弱化、紊乱、衰变, 并引起光合产物运输受阻, 降低了叶面积扩展速率, 总叶面积减少, 净同化率下降, 从而导致水稻光合生产能力的下降, 干物质生产量减少, 最终导致水稻产量显著降低。

关键词 花前光照亏缺 遮光率 水稻 生物量 物质运转 生理特性

中图分类号: S511.2+1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2011)02-0347-06

Effect of pre-flowering light deficiency on biomass accumulation and physiological characteristics of rice

YANG Dong^{1,2}, DUAN Liu-Sheng¹, XIE Hua-An², LI Zhao-Hu¹, HUANG Ting-Xu²

(1. Center for Crop Chemical Control Research, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350018, China)

Abstract To lay the scientific basis for super rice production in light-poor areas, an experiment was conducted under real field conditions. The experiment used a super-hybrid rice combination “Ⅱ Youhang 2” to study the effects of pre-flowering light deficiency on rice biomass production and physiology. In the experiment, shading rates were set at 55% and 85% from jointing through initial heading stage. Natural light condition was set as the control of the experiment. The results showed that yield of light deficient treatments (shading rates of 55% and 85%) dropped significantly by 48.25% and 70.54% compared with the control. The drop was mainly due to fewer numbers of spikes per plant and grains per panicle. There was no significant difference in seed setting rate between the control and shading treatments. Compared with the control, biomass and harvest index of light deficient treatments also significantly dropped. This was attributed to restrained net assimilation rate (NAR) and leaf area index (LAI), which significantly retarded crop growth rate. There were inhibited pre-flowering dry matter accumulation, translocation and contribution to grain and vegetative organ under light deficiency. The inhibition was enhanced with increased intensity of light deficiency. Moreover, net photosynthetic rate, nitrate reductase activity and bleeding rate decreased and MDA content increased under pre-flowering light deficit, and the change was becoming more obvious under high shading intensity. Pre-flowering light deficit weakened photosynthesis, membrane system and root activity. It also blocked photosynthate transport, and restrained leaf growth and NAR. These factors limited photosynthetic produce capability, decreased biomass production and significantly dropped crop yield.

Key words Pre-flowering light deficiency, Shading rate, Hybrid rice, Biomass, Dry matter translocation, Physiological characteristics

* 公益性行业专项(nyhyzx07-001-05)、福建省属公益类科研院所基本科研专项计划(2009R10026-1)、福建省科技重大专项(2008NZ02)和福建省财政专项(STIF-Y04)资助

** 通讯作者: 谢华安(1941~), 男, 中国科学院院士, 主要从事水稻育种方面的研究, E-mail: superrice63@163.com; 段留生(1969~), 男, 博士, 教授, 主要从事作物逆境生理研究, E-mail: duanlsh@cau.edu.cn

杨东(1977~), 男, 博士研究生, 助理研究员, 从事水稻育种与高产栽培技术研究。E-mail: 121187207@qq.com

收稿日期: 2010-06-04 接受日期: 2010-08-27

(Received June 4, 2010; accepted Aug. 27, 2010)

作物生长及产量对光照有很强的依赖性,光照强度每下降 1%,作物产量也下降 1%^[1]。水稻是一种喜光作物,弱光常导致光合生产力下降,严重影响水稻的产量形成。由于光在水稻群体内分布的不均匀性,使群体的光合特性具有分层特点,上、中层叶片处于光照较强的位置,光合效率较高,但下层叶片处于弱光条件下,叶片净光合速率为负值,不但没有制造光合产物,反而因呼吸作用消耗了部分贮藏物质,限制了水稻光合生产力提高^[2-3]。在不少稻区水稻生育期间常遭遇弱光生境,如四川盆地、云贵高原等全年日照时数小于 1 200 h、年总辐射量仅为 3 345~3 763 MJ·m⁻²^[4]的地区。在印度东部传统水稻栽培区,水稻栽培大多受季风影响,旱季太阳辐射和日照时数比雨季多 1.5~2 倍,热带雨季水稻产量比旱季水稻产量下降 1/3^[5]。目前,我国的水稻超高产育种主要是利用亚种间杂种优势,由于亚种间杂交稻库容量大,灌浆结实期对光照亏缺的反应更敏感^[6]。当前,有关弱光生境下对超级杂交稻物质积累及生理特性的影响尚少见报道。本文旨在分析花前不同程度光照亏缺对水稻产量及其构成因素、生长发育、生理特性的影响,揭示光贫乏区水稻低产的原因,探讨提高产量的途径。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试水稻品种为“Ⅱ优航 2 号”,2007 年通过国家农作物品种审定[国审稻 2007020],并被农业部列为超级稻。“Ⅱ优航 2 号”种子由中国种子集团福建农嘉种业股份有限公司提供。

1.2 试验处理

试验于 2009 年在福建省建阳市良种场进行。于 5 月 15 日播种,6 月 9 日移栽。试验以全生育期自然光处理为对照(S1, Natural light intensity),设 2 个遮光处理:花前(拔节期~始穗期)55%遮光处理(S2, 55% shading)、花前(拔节期~始穗期)85%遮光处理(S3, 85% shading),共 3 个处理,每个处理 4 次重复;12 个小区,随机排列,小区面积 19.5 m²。种植密度 23.3 cm×23.3 cm,每个小区做田埂。

1.3 研究方法

光合指标测定:分别在遮光处理后 5 d、10 d、15 d、20 d、25 d,用 LI-6400 光合仪测定叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾强度(Tr)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)。

叶片硝酸还原酶(NR)活性测定:参照文树基^[7]的方法,分别于水稻的 6 个生育期(移栽期、拔节期、孕

穗期、始穗期、灌浆期、成熟期)测定叶片 NR 活性。

伤流量测定:分别于水稻的 6 个生育期(同上),每小区选 10 株,用整株贴棉法^[8]测定其根系伤流量。

丙二醛(MDA)含量测定:分别在弱光处理后 5 d、10 d、15 d、20 d、25 d,用硫代巴比妥酸(TBA)比色法^[9]测定 MDA 含量。

干物质和叶面积测定:分别于水稻的 6 个生育期(同上),每小区取 10 丛稻株,将叶片、茎鞘和穗等分别烘干称重,并应用称重法测定绿叶面积^[10]。

产量调查:成熟前每小区调查 50 丛穗数,并取 10 丛稻株考种。

1.4 营养器官物质运转量的计算

始穗期干物质运转量($g \cdot 株^{-1}$)=器官始穗期干物质重-器官成熟期干物质重

始穗期干物质运转率=(器官始穗期干物质运转量/器官始穗期干物质重)×100%

始穗期物质对籽粒贡献率=(器官始穗期干物质运转量/成熟期籽粒干重)×100%

1.5 统计分析方法

数据的整理及统计分析均用 Excel 2003 和 DPS 数据处理系统。

2 结果与分析

2.1 花前光照亏缺对水稻产量及其构成因素、收获指数的影响

不同程度光照亏缺对水稻产量及其构成因素具有明显影响(表 1)。花前 55%(S2)和 85%(S3)遮光条件下的结实率与对照(S1)相比差异不显著($P>0.05$),穗数分别比对照减少 15.38%和 23.08%,穗粒数分别减少 32.58%和 58.81%,千粒重分别减少 9.40%和 7.38%,产量分别降低 48.25%和 70.54%。相关性分析结果表明,花前光照亏缺导致水稻产量下降的影响因子顺序为:单株穗数($r=0.936 2^{**}$)>穗粒数($r=0.856 7^{**}$)>千粒重($r=0.798 5^{*}$)。

水稻受不同程度光照亏缺后,单株生产能力(生物产量)均受到不同程度抑制(表 1)。55%和 85%遮光处理与对照相比,地上部干重分别比对照下降 39.19%、54.89%,水稻收获指数分别降低 14.81%和 35.19%。

2.2 花前光照亏缺对水稻物质积累与分配的影响

2.2.1 同化产物积累

水稻同化产物的积累可以用干物质重量来表示,其变化动态受作物本身的光合能力和呼吸作用影响。由图 1 可以看出,在整个生育期中,地上部干物

重表现为拔节期前各处理生长缓慢，拔节~始穗期生长迅速，始穗开花后变缓，均表现为“慢-快-慢”的生长趋势。然而，不同程度遮光处理对地上部干物重有明显影响，表现为随着遮光强度增大，地上部干物重变化曲线更为平缓，干物重减少。

2.2.2 群体生长率(CGR)、净同化率(NAR)和叶面积指数(LAI)

群体生长率是反映作物群体生物量积累强度的指标，净同化率是表示群体光合作用强弱的指标，叶面积指数是反映作物群体大小的动态指标。

图 1 结果表明, S2、S3 的 CGR 与对照(S1)相比, 拔节期~孕穗期减少 41.18%和 69.88%, 孕穗期~始穗期减少 76.25%和 85.76%, 始穗期~灌浆期减少 33.14%和 53.84%, 灌浆期~成熟期减少 36.49%和 73.27%。S2、S3 的 NAR 与对照(S1)相比, 拔节期~

孕穗期减少 33.85%和 64.05%, 孕穗期~始穗期减少 71.37%和 81.27%, 始穗期~灌浆期减少 19.02%和 37.61%, 灌浆期~成熟期减少 24.65%和 64.08%。在整个生育期中, 不同处理 LAI 均呈现为“先增后减”的生长趋势。不同程度遮光处理对水稻 LAI 具有明显的影响, S2、S3 的 LAI 与对照(S1)相比, 拔节期~孕穗期减少 11.08%和 16.04%, 孕穗期~始穗期减少 17.05%和 23.95%, 始穗期~灌浆期减少 17.44%和 26.02%, 灌浆期~成熟期减少 15.72%和 25.60%。

从图 1 还可看出, 始穗期~灌浆期, S2、S3 的 NAR 和 CGR 有所回升, NAR 分别比孕穗期~始穗期 NAR 提高 36.21%、60.44%, CGR 分别比孕穗期~始穗期提高 30.43%、50.17%, 表明恢复正常光照后, S2、S3 的 NAR 和 CGR 有所增加, 但未能恢复到正常生长水平。

表 1 花前光照亏缺对水稻产量及其构成因素和收获指数的影响
Tab. 1 Effect of pre-flowering light deficiency on rice yield, yield components and harvest index

处理 Treatment	穗粒数 Grains number per ear	结实率 Seed-setting rate (%)	千粒重 1000-grain weight (g)	单株穗数 Ears per plant	籽粒产量 Grain yield (g · m ⁻²)	地上部干重 Dry matter of shoot (g · m ⁻²)	收获指数 Harvest index
S1	181.1a	79.9a	29.8a	13.0a	1 034.6a	1 907.6a	0.54a
S2	122.1b	80.0a	27.0b	11.0b	535.4b	1 160.0b	0.46b
S3	74.6c	80.2a	27.6b	10.0b	304.8c	860.6c	0.35c

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$), 下同。Different small letters in the same column indicated significant difference at 0.05 level. The same below.

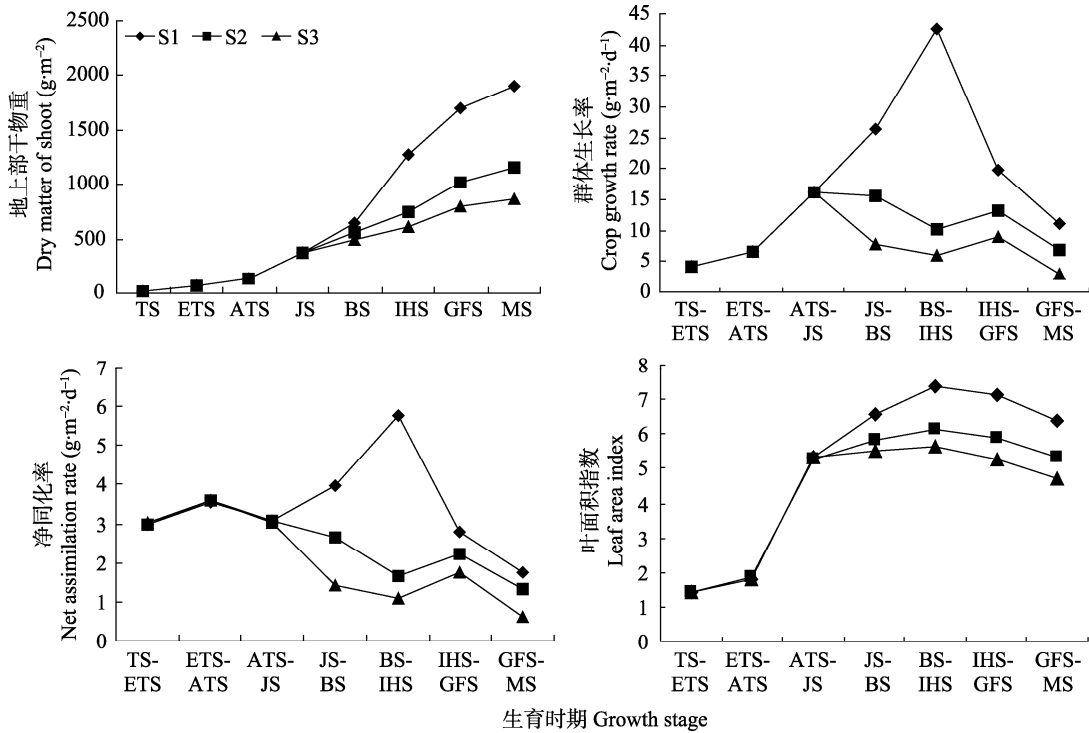


图 1 花前光照亏缺对水稻干物质积累和分配动态的影响

Fig. 1 Effect of pre-flowering light deficiency on dry matter accumulation and distribution of rice
TS: 移栽期 Transplanting stage; ETS: 分蘖初期 Early tillering stage; ATS: 分蘖盛期 Active tillering stage; JS: 拔节期 Jointing stage; BS: 孕穗期 Booting stage; IHS: 始穗期 Initial heading stage; GFS: 灌浆期 Grain filling stage; MS: 成熟期 Maturing stage. 下同 The same below.

2.2.3 物质运转及对籽粒的贡献

茎鞘物质输出率可作为反映源库协调程度的一个指标,茎鞘物质输出率高说明库大而源不足,茎鞘物质输出率为负值,说明库不足而源有余^[11]。由表 2 可以看出,遮光处理后的水稻叶片、茎鞘干物质积累量、运转量、运转率、对籽粒贡献率均显著低于对照(S1)。说明花前光照亏缺均使物质积累、运转率、对籽粒贡献率受到抑制,并随着光照亏缺强度增加,受抑制程度加大。

2.3 不同光照亏缺对稻株生理生化的影响

2.3.1 光合特性指标

由图 2 可知,花前光照亏缺对水稻光合速率(*Pn*)、气孔导度(*Gs*)、蒸腾强度(*Tr*)、胞间 CO₂ 浓度(*Ci*)均有不同程度影响。遮光处理 5 d 时,S2 处理的 *Pn*、*Gs*、*Tr* 分别比对照(S1)降低 11.11%、7.82%、27.47%,S3 处理的 *Pn*、*Gs*、*Tr* 分别比对照降低

19.44%、11.11%、43.41%,随弱光处理强度增加和处理时间延长,*Pn*、*Gs*、*Tr* 降幅逐渐增大。遮光处理 5 d、10 d、15 d、20 d、25 d 后,S2 处理的 *Ci* 分别比对照提高 8.99%、11.17%、10.61%、10.58%、10.44%,S3 处理的 *Ci* 分别比对照提高 11.59%、13.18%、15.08%、18.38%、17.58%。

2.3.2 硝酸还原酶(NR)活性和伤流量

水稻吸收土壤中的硝态氮后,必须还原为铵态氮才能用来合成氨基酸,硝酸还原酶是这一过程的关键酶,其活性会直接影响到水稻植株内氮素的积累^[12]。图 3 显示,水稻整个生长期,叶片的 NR 活性变化趋势表现为先升后降,在孕穗期达最大,然后下降,随叶片衰老而降低,到成熟期将近衰竭。但是,在孕穗期和始穗期 NR 活性不同处理之间差异显著,表明光照减少显著降低了水稻的 NR 活性。光照恢复正常水平后,水稻 NR 活性恢复到正常水平。

表 2 花前光照亏缺对水稻干物质运转的影响
Tab. 2 Effect of pre-flowering light deficiency on dry matter translocation of rice

处理 Treatment	始穗期干物质质量 Biomass accumulation at initial heading stage (g · m ⁻²)		干物质运转量 Translocation of dry matter (g · m ⁻²)		运转率 Translocation rate (%)		对籽粒贡献率 Contribution rate to grain (%)	
	叶 Leaf	茎鞘 Stem and sheath	叶 Leaf	茎鞘 Stem and sheath	叶 Leaf	茎鞘 Stem and sheath	叶 Leaf	茎鞘 Stem and sheath
S1	401.2a	707.5a	120.3a	107.7a	29.6a	15.1a	11.8a	10.6a
S2	241.9b	417.3b	49.7b	40.3b	20.1b	9.6b	8.6b	6.9b
S3	181.3c	363.4c	20.2c	15.0c	10.8c	4.1c	5.9c	4.4c

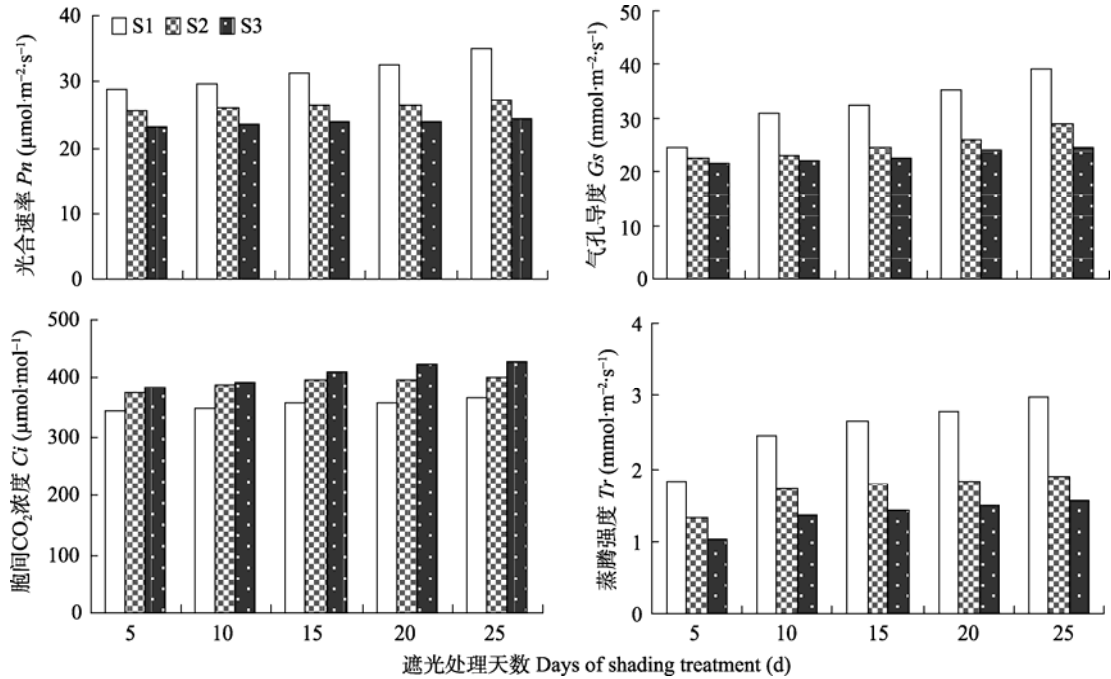


图 2 花前光照亏缺对水稻叶片光合特性的影响
Fig. 2 Effect of pre-flowering light deficiency on photosynthetic characteristics of rice leaf

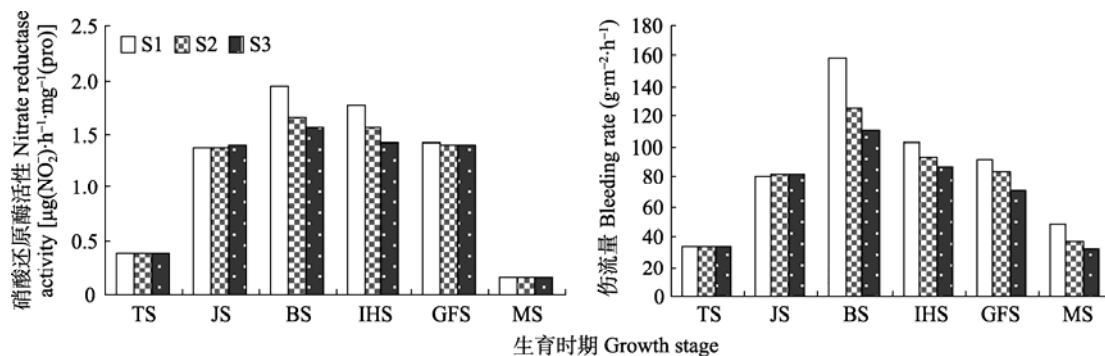


图3 花前光照亏缺对水稻硝酸还原酶活性和伤流量的影响

Fig. 3 Effect of pre-flowering light deficiency on nitrate reductase activity and bleeding rate of rice

水稻生长依赖根系吸收水分和矿物质营养,合成氨基酸和根源激素。因此,保持根系高而持久的活力,对水稻的生长发育至关重要。伤流量是一种测定简捷而又能综合反映根系总体机能的指标^[12]。对伤流量测定结果表明(图3),伤流量在水稻孕穗期达到高峰,然后大幅度下降。孕穗期到成熟期,各处理间伤流量差异均达显著水平。S2、S3处理的伤流量在孕穗期分别比对照(S1)降低21.35%和31.06%;始穗期降低9.59%和16.18%;灌浆期降低9.17%和23.25%;成熟期降低22.93%和33.47%。

以上结果表明,两个遮光处理在水稻生长中、后期的叶片NR活性显著低于对照,不利于该时期水稻植株对氮素的积累,再加上光照亏缺造成植株根系活力下降,因而S2、S3处理在孕穗期后根系吸收营养能力减弱,光合速率下降、干物质积累量减少,最终导致产量下降。

2.3.3 丙二醛(MDA)含量

MDA是脂质过氧化的主要产物之一,其含量可以反映植物膜系统的受伤程度^[13-14]。由图4可知,遮光处理5 d时,S2、S3处理水稻叶片的MDA含量较对照有所增加,但差异不显著($P>0.05$);处理10 d、

15 d、20 d、25 d后,S2处理的MDA含量较对照分别显著($P<0.05$)增加16.22%、23.68%、33.33%、34.15%;S3处理的MDA含量较对照分别显著($P<0.05$)增加24.32%、31.58%、41.03%、46.34%,表明胁迫强度越大、时间越长,MDA含量增加幅度越大,膜系统受伤越严重。

3 结论与讨论

在本研究中,花前遮光处理后,水稻产量与对照差异显著。遮光处理下,水稻单株穗数、穗粒数、千粒重均有不同程度下降,花前光照亏缺导致产量下降的影响因子顺序为:单株穗数>穗粒数>千粒重。因此,造成减产的主要原因是长期光照亏缺后,单位面积有效穗数下降,穗粒数降低幅度较大。

光合产物是水稻产量形成的物质基础,提高水稻物质生产能力和籽粒中的分配比例是提高水稻产量的根本途径^[15]。花前光照亏缺对水稻植株营养体生长具有明显影响。拔节期后进行遮光处理造成干物质积累量降低的主要原因是水稻光合生产能力的下降。据光合生产能力=光合速率×叶面积,一方面,光照亏缺引起光合速率下降,光合产物运输受阻;另一方面,光照亏缺降低了叶面积扩展速率,总叶面积减少。两个因素共同导致光合生产能力降低,干物质积累速率减缓导致干物质生产量减少。

本试验研究表明,S2、S3处理的收获指数分别比对照下降14.81%、35.19%。其原因是花前光照亏缺减少了花后茎鞘物质向籽粒传输,导致籽粒产量明显降低。遮光处理的茎鞘、叶片干物质积累量、运转量、运转率、对籽粒贡献率均显著低于对照,并随着遮光强度增加,受抑制程度更大。

遮光是导致植物功能叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度及胞间隙CO₂浓度等功能的全面弱化、紊乱、衰变的原因。水稻上层叶片光合速率受光照强度的影响显著,弱光生境下叶片气孔形态发生变化,影响了植物蒸腾速率和气孔导度,光合产物合成受

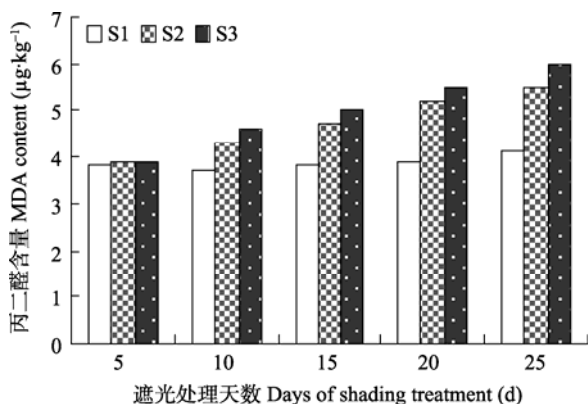


图4 花前光照亏缺对水稻叶片丙二醛含量的影响

Fig. 4 Effect of pre-flowering light deficiency on MDA content of rice leaf

抑制^[16-18]。弱光导致植物光合作用下降既有气孔因素也有非气孔因素。Farquhar 等^[19]认为,当 G_s 与 C_i 同时下降时, P_n 下降主要是由气孔限制因素引起的;如果 P_n 的降低伴随着 C_i 的升高,则光合作用的主要限制因素是非气孔因素。本试验结果表明,弱光胁迫下水稻叶片的 P_n 和 G_s 显著降低,而 C_i 明显升高,说明 P_n 下降的主要原因是非气孔限制因素。

弱光处理 5 d 后,水稻的 MDA 含量增加不显著,但随胁迫强度和时间的增加,MDA 含量增加幅度增大,表明出现了脂质过氧化现象,膜系统的受伤程度增加。

硝酸还原酶是植物利用无机氮(主要是 $\text{NO}_3\text{-N}$)合成有机氮过程中第一步酶促反应的催化酶,其活性大小对植株转化、利用无机氮起重要作用,该酶活性与光照强度呈显著正相关,是一种光调节酶^[20]。弱光下,植株对氮的吸收下降,可能是由于弱光下植株硝酸还原酶的活性下降,使植株对 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的还原作用下降,影响了 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的吸收和利用,从而影响植株的干物质积累^[21-22]。本试验研究表明,在光照亏缺条件下,在水稻孕穗期、始穗期、灌浆期, S2、S3 处理叶片硝酸还原酶活性显著低于对照,说明弱光显著抑制了水稻叶片硝酸还原酶活性,从而抑制干物质积累。

水稻依赖根系吸收的水分和养分来合成氨基酸和根源激素,因而,水稻产量与各生育期的伤流量都呈极显著正相关^[23]。花前光照亏缺显著降低了伤流量。S2、S3 处理的伤流量降低,即根系活力下降,从而未能确保水分、养分的吸收和氨基酸及根源激素的合成。这些因素为光照亏缺抑制水稻干物质积累、运转和稻谷产量创造了生理学基础。

遮光处理下,水稻除顶叶之外,其他叶片一天之中早晚绝大多数时间会处于接近光补偿点的逆境之中,与光合生产有关的叶、茎、根等器官中物质合成、积累和运输都会处于紊乱饥饿状态^[24]。不同水稻品种叶片光合速率具有分层特点,与其截光特点呈一致变化趋势,即:上层强光区为高光合速率层;中层中光区为量子效率高效层;下层弱光区为低光合速率维持层。当前生产上多数水稻高产品种的群体光合特点是中下层叶片的光合速率较低^[3]。因此,提高上层叶片的光合能力和中层叶片的截光量,同时提高下层叶片的光合能力和截光量,将有可能进一步提高水稻产量。在现有良好株型的基础上,选择直立叶姿,如像粳稻的株型,则可提高下层叶片的截光量,并进一步发挥中上层叶片的生理功能,提高单叶光合效率,可能是不断提高水稻产量的有效途径。

参考文献

- [1] Wilson J W, Hand D W, Hannah M A. Light interception and photosynthesis efficiency in some glasshouse crops[J]. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(3): 363-373
- [2] 焦德茂, 崔继林. 主要农作物光合特性解析与在生产上的应用. 杂交水稻群体不同高度叶层的光合特性[J]. 江苏农业科学, 1982(9): 11-15
- [3] 李霞, 焦德茂, 刘友良. 不同水稻品种各层叶片光合能力的比较[J]. 江苏农业学报, 2004, 20(4): 213-219
- [4] 黄文秀. 农业自然资源[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 157-160
- [5] Murty K S, Dey S K, Swain P, et al. Low light adapted restorers of different maturity durations for hybrid rice breeding[J]. Int Rice Res Newsletter, 1992, 17(6): 6-7
- [6] 任万军, 杨文钰, 樊高琼, 等. 始穗后弱光对水稻干物质积累与产量的影响[J]. 四川农业大学学报, 2003, 21(4): 292-296
- [7] 文树基. 基础生物化学实验指导[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1990: 50-52, 91-96
- [8] 林文, 郑景生, 姜照伟, 等. 水稻根系研究方法[J]. 福建稻麦科技, 1997, 15(4): 18-21
- [9] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000
- [10] 李湘阁, 何海燕, 景元书, 等. 水稻旱育抛秧生长发育的动态模拟模型[J]. 南京气象学院学报, 1999, 22(4): 587-595
- [11] 黄智鸿, 申林, 曹洋, 等. 超高产玉米与普通玉米源库关系的比较研究[J]. 吉林农业大学学报, 2007, 29(6): 607-611, 615
- [12] 杨东, 陈鸿飞, 卓传营, 等. 头季不同施氮方式对再生稻生理生化的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(4): 643-646
- [13] 刘伟, 艾希珍, 梁文娟, 等. 低温弱光下水杨酸对黄瓜幼苗光合作用及抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(2): 441-445
- [14] 陈贵, 胡文玉, 谢甫绵, 等. 提取植物体内 MDA 的溶剂及 MDA 作为衰老指标的探讨[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(1): 44-46
- [15] 杨东, 游晴如, 张水金, 等. 超级稻 优航 2 号超高产栽培理论与技术探讨[J]. 江西农业学报, 2008, 20(12): 17-19
- [16] 刘博, 韩勇, 解文孝, 等. 灌浆结实期弱光对水稻产量、生理及品质的影响[J]. 中国稻米, 2008(5): 36-40
- [17] 解文孝, 刘博, 韩勇, 等. 光温因子对水稻产量及品质形成的调控[J]. 黑龙江农业科学, 2008(6): 26-30
- [18] 李霞, 严建民, 季本华, 等. 光氧化和遮荫条件下水稻的生理特性的品种差异[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 301-308
- [19] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345
- [20] Duke S O, Vaughn K C, Duke S H. Effects of norflurazon on light-increased extractable nitrate reductase activity in soybean *Glycine max* (Linn.) Merr seedlings[J]. Plant Cell Environ, 1992, 5: 155-159
- [21] Lakshmi P M, Vanangamudi M, Thandapani V. Effect of low light on yield and physiological attributes of rice[J]. Crop Management and Physiology, 2004, 29(2): 71-73
- [22] Prakash V. Effect of genotypes, moisture stress and shading on the activities of nitrate reductase and peroxidase in wheat leaves[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1982, 9(1): 41-47
- [23] 蔡金玉. 再生稻不同施氮水平对分蘖成穗的影响[J]. 福建稻麦科技, 2001, 19(2): 23-24
- [24] 郭翠花, 高志强, 苗果园. 花后遮阴对小麦旗叶光合特性及籽粒产量和品质的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 673-679