

# 小麦穗部光合速率和颖壳抗氧化酶活性 对光辐射强度变化的响应

丁位华,冯素伟,茹振钢,胡铁柱,孙海丽,李婷婷,陈向东

(河南科技学院 小麦中心,河南省现代生物育种协同创新中心,河南 新乡 453003)

**摘要:**为了给小麦高光效和高抗逆相结合的高产品种选育提供理论依据,在大田条件下,以黄淮地区3个小麦主栽品种为研究对象,探究了不同小麦品种穗部光合速率和颖壳抗氧化酶活性对一天中光辐射强度变化的响应。结果表明,在不同生育时期,百农4199、矮抗58和周麦18的穗部光合速率( $P_n$ )以及颖壳超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性均随着一天中光辐射强度由弱到强再到弱的变化而呈现先升后降的趋势,颖壳丙二醛(MDA)的含量随着光辐射强度变化呈现先降后升的趋势。从品种比较来看,在抽穗期、开花期、花后10 d、花后20 d的7:30、11:30、13:30和17:30,百农4199的穗部光合速率分别比矮抗58高出15.72%、27.99%、28.01%和62.46%、33.49%、15.09%、20.94%和17.97%、37.90%、21.41%、6.30%和40.11%、9.34%、10.70%、17.27%和19.32%;分别比周麦18高出12.45%、19.74%、25.36%和58.58%、14.89%、3.13%、22.52%和13.48%、40.64%、25.93%、9.70%和10.89%、13.13%、21.47%、28.34%和22.53%。究其原因,百农4199的颖壳在不同时期不同光照条件下其SOD、CAT和APX等抗氧化酶活性高于矮抗58和周麦18,较高的抗氧化酶活性降低了百农4199颖壳的MDA含量,使穗部能充分利用少量的弱光或耗散多余的光能,从而使自己适应不同的光照辐射水平。

**关键词:**小麦穗部;光合速率;颖壳;抗氧化酶活性;光照辐射强度

中图分类号:S512.01 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2020)03-0094-08

doi:10.7668/hbxb.20190982



## Responses of Photosynthetic Rate and Antioxidant Enzyme Activity in Wheat Spike to Light Radiation Intensity

DING Weihua, FENG Suwei, RU Zhengang, HU Tiezhu,  
SUN Haili, LI Tingting, CHEN Xiangdong

(Center of Wheat, Henan Institute of Science and Technology, Collaborative Innovation  
Center of Modern Biological Breeding of Henan Province, Xinxiang 453003, China)

**Abstract:** In order to provide a theoretical support for the selection and breeding of high-yielding wheat varieties with high light efficiency and high stress resistance in the Huang-huai region, a field experiment with three wheat varieties was carried out to investigate the responses of photosynthetic rate of spike and antioxidant enzyme activity of glume to the change of light radiation intensity in one day. The results showed that the photosynthetic rate ( $P_n$ ) of spikes and the activities of superoxide dismutase(SOD), catalase(CAT) and ascorbate peroxidase(APX) of glumes of Bainong 4199 (BN 4199), Aikang 58 and Zhoumai 18 all changed with the change of light radiation intensity from weak to strong to weak during the day at different growth stages. They showed a trend of rising first and then falling. And the content of malondialdehyde(MDA) showed a trend of falling first and then rising with the change of light radiation intensity. From the comparison of varieties, the spikes photosynthetic rates of BN 4199 were 15.72%, 27.99%, 28.01% and 62.46%; 33.49%, 15.09%, 20.94% and 17.97%; 37.90%, 21.41%, 6.30% and 40.11%; 9.34%, 10.70%, 17.27% and 19.32% higher than those of Aikang 58, and were 12.45%,

收稿日期:2020-01-17

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFD0100701;2017YFD0100705);河南省农业科技攻关项目(192102110020;182102110259;192102110156)

作者简介:丁位华(1979-),男,河南鹿邑人,讲师,博士,主要从事小麦高产栽培生理研究。

通讯作者:茹振钢(1958-),男,河南焦作人,教授,主要从事小麦遗传育种研究与教学工作。

19.74% ,25.36% and 58.58% ;14.89% , 3.13% ,22.52% and 13.48% ; 40.64% , 25.93% ,9.70% and 10.89% ; 13.13% , 21.47% ,28.34% and 22.53% higher than those of Zhoumai 18 at 7:30, 11:30,13:30 and 17:30 of heading stage, flowering stage, 10 days after flowering and 20 days after flowering. The reason is that the glumes of BN 4199 have higher antioxidant enzyme activities such as SOD, CAT and APX under different light conditions than Aikang 58 and Zhoumai 18. Higher antioxidant enzyme activity reduces the MDA content of BN 4199 glumes, and enables the ear to make full use of a small amount of weak light or dissipate excess light energy, thereby adapting itself to different levels of light radiation.

**Key words:** Wheat spike; Photosynthetic rate; Glume; Antioxidant enzyme activity; Light radiation intensity

小麦是黄淮地区种植面积最大的粮食作物,其高产和稳产对保障国家粮食安全具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。但由于受自身遗传特性以及各种外部环境因素的影响,该地区小麦产量的进一步提高受到了限制,其中光照强度是外部环境中影响小麦生长发育最为重要的因素之一。近年来,由于雾霾天气日渐增多而引起的太阳辐射减弱<sup>[3]</sup>以及某些地区强光光能过剩引发的光抑制或光氧化破坏现象<sup>[4]</sup>,不仅抑制了小麦各个器官的正常生长,而且对小麦叶片的生理机制造成很大的伤害,导致小麦的光合作用受到抑制,光合效率明显降低<sup>[5-8]</sup>。尤其在小麦籽粒灌浆期,遮光对小麦产量和经济系数的制约作用相当明显<sup>[9]</sup>,从遮荫到见光,由于小麦叶片光适应速度慢,可能会导致生产潜力下降 21%<sup>[10]</sup>。强光引起的光抑制或光氧化也会促使叶片早衰,至少可使光合生产力降低 10% 左右<sup>[11]</sup>,从而导致产量大幅下降。因此,光照强度变化对小麦光合速率的影响已然成为目前生产中必须面对的现实问题,作物叶片光合作用效率适应光强变化的速度是决定其碳同化能力以及产量的一个最重要因素。

抗氧化酶是植物抵抗逆境胁迫的重要物质,可有效清除植物组织中的活性氧,对细胞有保护作用<sup>[12]</sup>。Zheng 等<sup>[3]</sup>研究发现,在弱光条件下,抗氧化酶超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性较高,其抗氧化反应对小麦产量的增加起到促进作用。李宏伟等<sup>[13]</sup>研究认为,小麦幼苗从低光到强光适应过程中,其抗氧化酶 SOD、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)等活性显著增加。周传凤等<sup>[14]</sup>发现,高光胁迫下牡丹的光合器官受到氧化伤害时,其叶片 SOD 和 APX 的活性显著上升。董杰等<sup>[15]</sup>的研究结果显示,高光胁迫下,小麦叶片内的 SOD 和 POD 活性呈现先升后降的趋势,CAT 活性则呈上升趋势。尽管不同植物对光照强度的响应机制可能不尽相同,但这些研究表明植物本身能通过调控自身抗氧化酶防御机制,避免叶片因吸收过多光能而引起光

破坏,从而减轻光氧化胁迫带来的危害。因此,充分发掘小麦对弱光的利用能力和对强光的防御机制,并将其应用于小麦品种选育过程,已成为许多育种者关注的目标<sup>[16-17]</sup>。

目前,人们通常在稳态条件下,研究如何提高作物的光合作用效率。而在自然条件下,叶片接受的光强经常会发生改变,稳态条件下设置的光辐射强度难以反映大田中小麦对自然光响应的实际水平。且现有的相关研究主要集中在叶片上,而对叶片以外的非叶器官的研究较少。据报道,麦类作物的非叶器官的光合作用对籽粒产量具有重要贡献<sup>[18-19]</sup>,其中麦穗各苞片不仅有光合生产的功能,而且可保护籽粒免受强光伤害<sup>[20]</sup>,其光合耐逆性明显高于叶片<sup>[18,21]</sup>。非叶器官与叶片间耐逆性的差异可能与抗氧化系统活性在逆境中发挥重要作用有着密切关系<sup>[12]</sup>。为此,通过研究大田自然环境条件下小麦穗部光合速率和颖壳抗氧化酶活性对光辐射强度变化的响应,探讨高产小麦颖壳抗氧化酶活性与光合辐射之间的关系,以期为黄淮地区培育出穗部高光效、高抗逆品种提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2017-2018 年在河南省新乡县朗公庙镇河南科技学院试验基地进行。该地处于暖温带地区,属于温带大陆性季风气候,四季分明,雨量充沛,日照充足,年平均气温约为 16.5℃,年平均湿度为 68%,小麦生长中后期早晨、中午和傍晚光照强度差异明显,早晨和傍晚平均日照强度约为 450  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,中午平均日照强度约为 1 300  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。试验地地势平坦,灌排良好,土质中壤,0~20 cm 土壤有机质含量 17.26 g/kg,全氮含量 0.88 g/kg,有效磷含量 15.35 mg/kg,速效钾含量 280.12 mg/kg。

### 1.2 材料与试验设计

试验材料为黄淮南片产量表现较好、抗逆性较强的百农 4199(BN 4199,高光效品种)、百农矮抗

58(全国累计推广面积最大品种)和周麦 18(目前国家黄淮南片区试和生产试验对照品种)。试验采用随机分组设计,小区面积为  $32 \text{ m}^2$  (长  $8 \text{ m} \times$  宽  $4 \text{ m}$ ),3 次重复。行距为  $23 \text{ cm}$ ,基本苗为  $270 \text{ 万株}/\text{hm}^2$ ,10 月 9 日播种,东西行向。前茬玉米在小麦播种前粉碎翻压还田,底施天脊复合硝酸磷肥 ( $\text{N}-\text{P}_2\text{O}_5-\text{K}_2\text{O}=22-15-5$ )  $900 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,全生育期施纯氮  $198 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,按照 5:5 分基施和拔节期追施,追肥在拔节初期结合灌水进行,全生育期各项农田管理措施均参照当地冬小麦高产栽培技术。取样选择在小麦不同生长发育阶段过程中天气晴朗、无风的环境下进行,分别在 7:30、11:30、13:30 及 17:30 4 个时间点随机选取长势一致、健壮的不同小麦品种麦穗各 3~5 个,剪芒后用锡纸包紧样品,立即放入液氮中冷冻,随后置于  $-80 \text{ }^\circ\text{C}$  冰箱中保存待测。

### 1.3 测定项目及方法

1.3.1 净光合速率测定 参照丁位华等<sup>[19]</sup>的方法,分别于抽穗期、开花期、花后 10 d、花后 20 d 的晴天 7:30、9:30、11:30、13:30、15:30 和 17:30 采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400XT 便携式光合测定系统和簇型叶室(长  $13 \text{ cm}$ ,直径  $9 \text{ cm}$ )对长势一致、健壮的小麦穗部进行光合速率测定, $\text{CO}_2$  浓度为  $350 \text{ } \mu\text{L}/\text{L}$ ,自然光源,3 次重复。光合速率测定完成后,按 Teare 等<sup>[22]</sup>的方法测定穗表面积,即穗表面积 = 穗长  $\times$  穗宽  $\times 3.8$ ,净光合速率以单位绿色面积 ( $\text{m}^2$ )、单位时间 (s) 同化的  $\text{CO}_2$  ( $\mu\text{mol}$ ) 量表示 ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。

1.3.2 抗氧化酶活性及丙二醛(MDA)含量的测定 SOD 活性测定采用核黄素-NBT 光还原法<sup>[23-25]</sup>,略有改进。反应体系在紫外分光光度计  $550 \text{ nm}$  下测定吸光值,以抑制 NBT 光化还原的 50% 所需酶量为 1 个活力单位(U)。

CAT 活性测定采用紫外分光光度法<sup>[23-25]</sup>,略有改进。检测工作液在室温下用紫外可见分光光度计测定波长  $240 \text{ nm}$  处 1 min 内的吸光值,以每分钟催化  $1 \text{ nmol H}_2\text{O}_2$  降解定义为 1 个酶活单位(U)。

APX 活性测定采用分光光度法<sup>[23-24]</sup>,略有改进。反应液用紫外可见分光光度计在波长  $290 \text{ nm}$  处测定 1 min 内的吸光值,以每分钟在  $1 \text{ mL}$  反应体系中催化  $1 \text{ } \mu\text{mol ASA}$  为 1 个酶活单位(U)。

MDA 活性测定采用硫代巴比妥酸法(TBA 法)<sup>[23]</sup>,略有改进。

### 1.4 数据处理与统计分析

采用 SAS(9.6 版)和 EXCEL 2010 软件进行有关数据的整理、作图和统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同小麦品种不同生育时期穗部光合速率变化特征

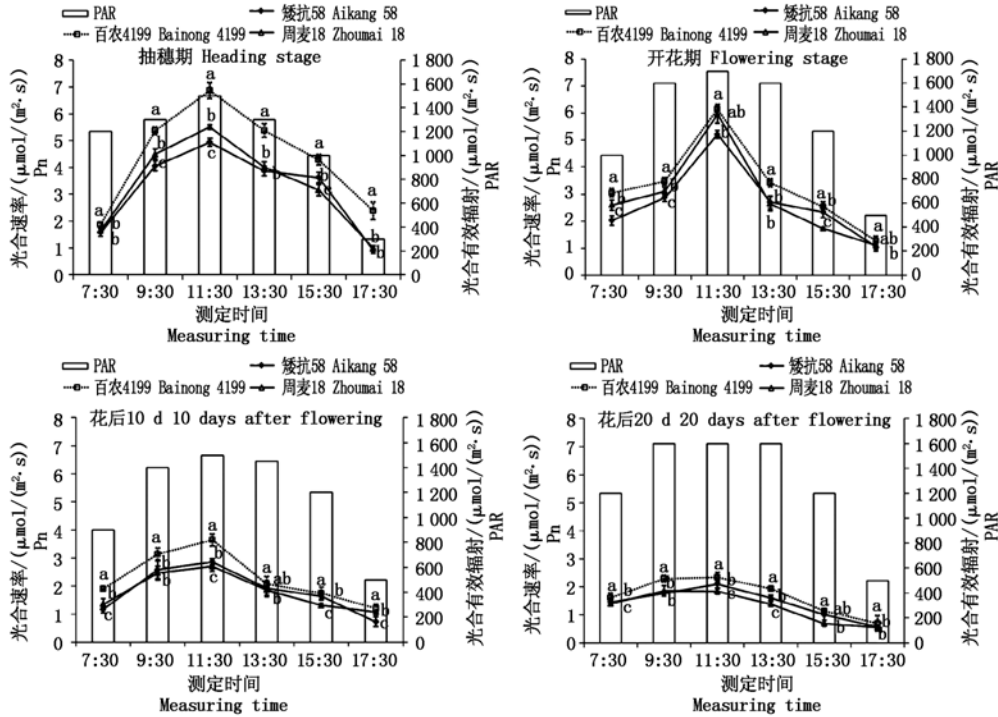
图 1 反映了不同小麦品种在不同生育时期穗部光合速率的变化特征,从图 1 中不同生育时期变化趋势比较来看,不同小麦品种穗部均表现出在抽穗期和开花期具有较高的光合速率,且随着小麦持续生长发育,光合速率降低,花后 20 d 时不同小麦品种光合速率低于抽穗期、开花期和花后 10 d 时的光合速率。从光合速率日变化趋势来看,不同生育时期不同小麦品种的光合速率均呈现先升后降的变化趋势,与一天中的光照强度变化趋势基本一致,其中中午 11:30 光照强度最强,光合速率最高。从品种比较来看,品种间光合速率对一天中光照强度的反映不同,在不同生育时期,无论是在早晚弱光下,还是在中午强光下,3 个品种中百农 4199 表现突出,光合速率较高,高于其他品种。其中在抽穗期、开花期、花后 10 d 和花后 20 d 的 7:30、11:30、13:30 和 17:30,百农 4199 的穗部光合速率分别比矮抗 58 高出 15.72%、27.99%、28.01% 和 62.46%、33.49%、15.09%、20.94% 和 17.97%、37.90%、21.41%、6.30% 和 40.11%、9.34%、10.70%、17.27% 和 19.32%;分别比周麦 18 高出 12.45%、19.74%、25.36% 和 58.58%、14.89%、3.13%、22.52% 和 13.48%、40.64%、25.93%、9.70% 和 10.89%、13.13%、21.47%、28.34% 和 22.53%。说明百农 4199 无论是弱光环境还是强光条件下,其穗部对光照强度变化适应能力较强,具有较高的光能利用能力。

### 2.2 不同小麦品种不同生育时期颖壳 SOD 活性变化特征

SOD 是植物体内重要的保护酶,与植物的生长发育、抗逆调节等密切相关。不同小麦品种颖壳的 SOD 活性变化如图 2 所示。在抽穗期、开花期、花后 10 d 和花后 20 d 不同小麦品种颖壳的 SOD 活性均先随着一天中光照强度的增加而增加,在中午 11:30 光照最强时活性最高,随后逐渐降低,呈现先升后降的趋势。从生育时期比较来看,花后 20 d 不同品种小麦颖壳 SOD 活性低于抽穗期、开花期和花后 10 d,这可能与衰老过程有关。从品种间比较来看,百农 4199 在各个生育时期不同时间点均表现出较强的活性,在抽穗期、开花期、花后 10 d 和花后 20 d 的 7:30、11:30、13:30 和 17:30,百农 4199 的颖壳 SOD 活性分别比矮抗 58 高出 18.38%、5.68%、3.91% 和 22.89%、8.16%、8.00%、17.32% 和

28.56%、7.85%、10.02%、12.13%和25.02%、23.12%、6.96%、14.37%和12.00%；分别比周麦18高出8.92%、3.49%、5.73%和8.78%、5.00%、4.16%、11.58%和24.05%、5.49%、7.45%、

8.05%和9.45%、14.17%、4.15%、4.96%和5.68%。说明百农4199在光照强度不断变化的状态下,其保护机制敏感,从而保护其穗部具有较强的光照适应能力。



不同小写字母表示同一处理不同品种间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。图 2 - 5 同。

Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) among different varieties. The same as Fig. 2 - 5.

图 1 不同小麦品种不同生育时期穗部光合速率变化特征

Fig. 1 Variation characteristics of panicle photosynthetic rate in different wheat varieties at different growth stages

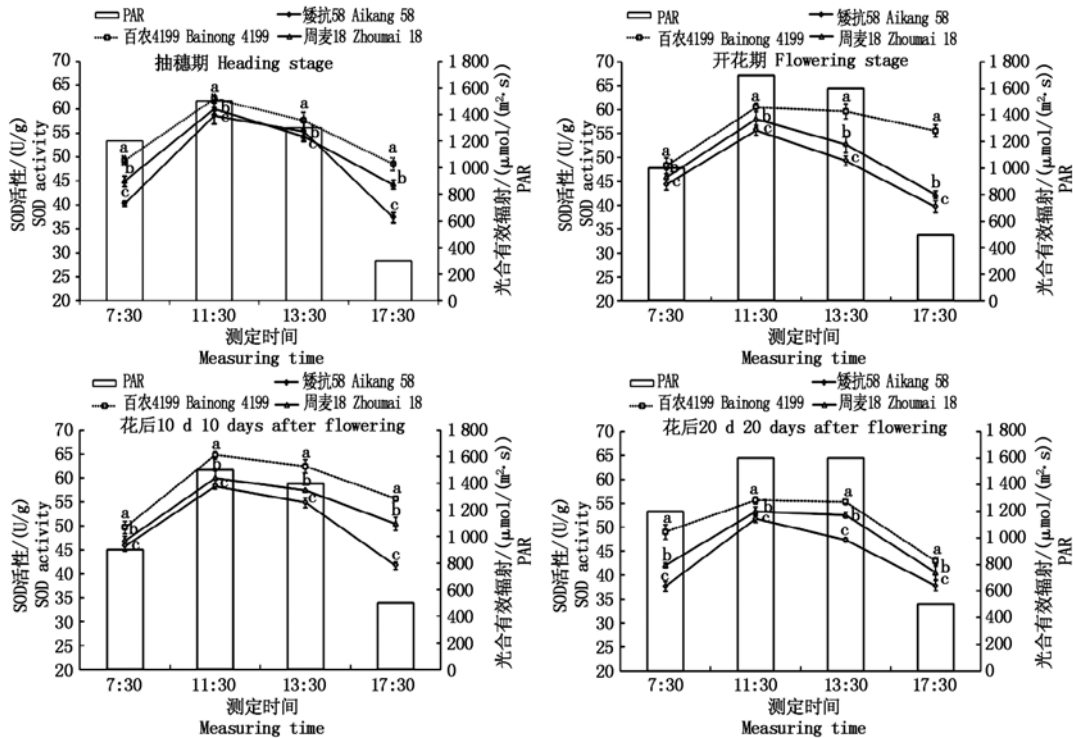


图 2 不同小麦品种不同生育时期颖壳 SOD 活性变化特征

Fig. 2 The change characteristics of SOD activity in glume of different wheat varieties at different growth stages

### 2.3 不同小麦品种不同生育时期颖壳 CAT 活性变化特征

由图3可知,在光照强度不断增加的情况下,不同生育时期小麦颖壳的CAT活性先逐渐增加,到11:30光照强度最强时达到最大活性,而后随着光照强度的逐渐降低又呈现逐渐下降的趋势,与SOD活性变化趋势基本一致。这表明当小麦遭受强光时,其体内的抗氧化酶活性增强,提高了小麦在强光下的抗氧化能力,而后随着光强减弱,抗氧化酶活性又有所降低。从不同生育时期CAT活性变化来看,随着生育进程的不断推进,CAT活性并没有发生大的变化,小麦颖壳CAT活性始终处于比较稳定的状态。从品种间比较来看,无论是在中午强光

下还是早晨或下午弱光下,百农4199的颖壳CAT活性在不同生育时期均较强,在抽穗期、开花期、花后10d和花后20d的7:30、11:30、13:30和17:30,百农4199的颖壳CAT活性分别比矮抗58高出7.02%、12.62%、5.09%和20.12%、13.20%、22.35%、4.26%和27.81%、14.08%、25.84%、25.38%和15.00%、9.60%、16.02%、13.68%和16.22%;分别比周麦18高出13.34%、16.96%、11.04%和38.01%、2.42%、19.58%、0.92%和30.30%、6.38%、6.72%、14.34%和6.18%、2.38%、4.31%、1.90%和4.46%。表明百农4199清除光照胁迫下产生氧自由基的能力较强,这与不同光照条件下百农4199具有较高的光合速率基本一致。

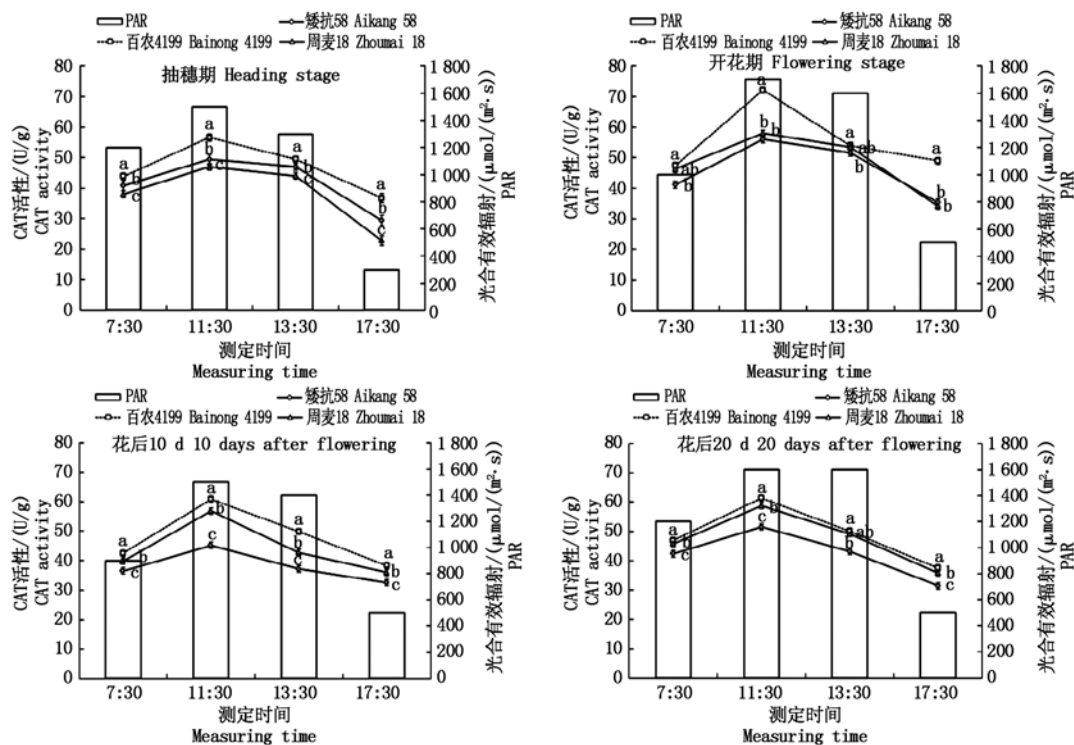


图3 不同小麦品种不同生育时期颖壳CAT活性变化特征

Fig. 3 The change characteristics of CAT activity in glume of different wheat varieties at different growth stages

### 2.4 不同小麦品种不同生育时期颖壳 APX 活性变化特征

APX是普遍存在于植物组织中的抗氧化酶,对直接清除活性氧自由基具有重要作用。由图4可以看出,从抽穗期到花后20d,3个小麦品种在各个生育时期其APX活性均先随着光照强度的增加而增加,中午11:30光照强度最大时APX活性达到最强,而后随着光照强度减弱而降低。品种间颖壳APX的活性对光照强度的响应趋势基本一致,但其活性大小及其清除氧自由基的能力却有所不同,在不同生育时期不同时间点百农4199的颖壳APX活性高于矮抗58和周麦18。在抽穗期、开花期、花后10d和花后20d的中午11:30强光和下午17:30弱光环境下,百农4199的颖壳APX活性分别较矮抗58高11.77%和28.21%,

10.89%和3.09%,12.78%和3.71%,7.41%和8.11%;分别较周麦18高18.31%和29.29%,20.85%和14.95%,33.03%和41.42%,14.33%和42.16%。说明APX活性在促进百农4199对强光的忍耐能力和提高对弱光的利用能力方面明显具有重要作用。

### 2.5 不同小麦品种不同生育时期颖壳MDA含量变化特征

MDA积累是活性氧毒害作用的表现,其含量高在一定程度上可以反映膜脂过氧化水平<sup>[26]</sup>。图5显示,不同小麦品种颖壳的MDA含量各不相同,但整体趋势一致,在不同生育时期均随着一天中光照强度从早晨7:30到中午11:30、13:30再到傍晚17:30由弱到强再到弱的变化,MDA含量总体也呈现出先降后升的趋势,早晨和傍晚弱光下含量较高,中

午强光下含量较低,其中中午 11:30 时最低。品种间比较来看,在不同生育时期 MDA 含量均表现出百农 4199 < 周麦 18 < 矮抗 58,在抽穗期、开花期、花后 10 d 和花后 20 d 的 7:30、11:30、13:30 和 17:30,百农 4199 的颖壳 MDA 含量分别比矮抗 58 降低了 17.01%、15.70%、25.57% 和 14.44%、14.18%、30.14%、34.41% 和 13.33%、19.43%、28.60%、32.24% 和

17.58%、17.00%、28.45%、20.34% 和 13.32%; 分别比周麦 18 降低了 13.51%、4.62%、16.29% 和 5.57%、6.39%、23.65%、30.23% 和 6.55%、4.53%、24.68%、8.46% 和 6.62%、9.14%、17.30%、18.28% 和 4.01%。说明百农 4199 在不同光照条件下,受光照辐射影响程度较小,膜脂过氧化水平较低。

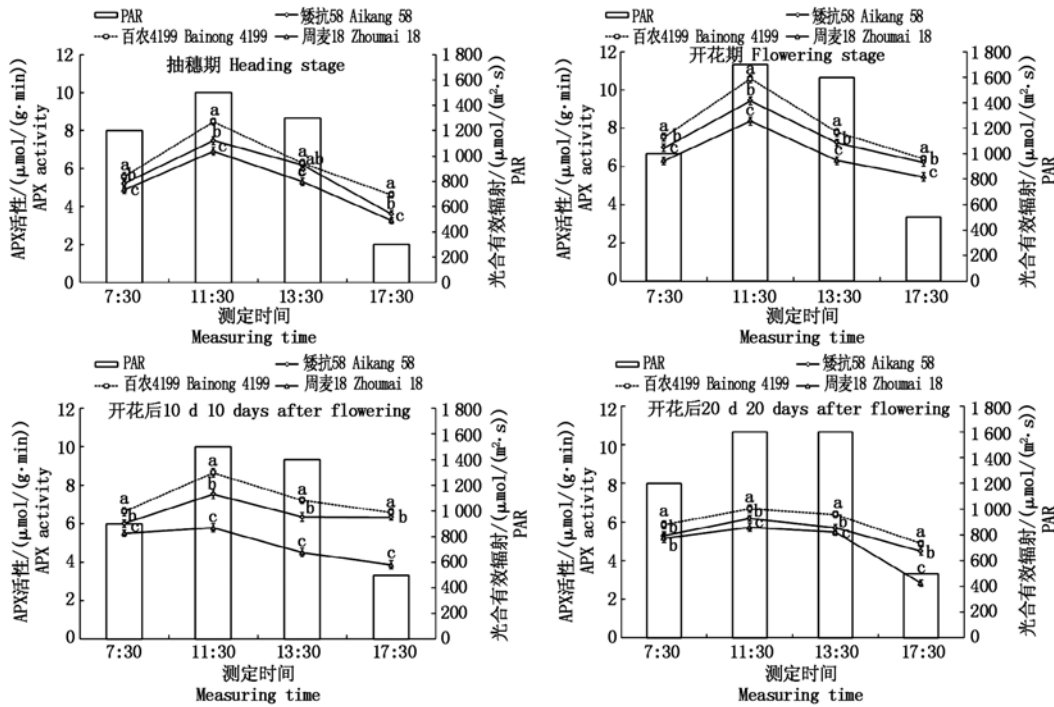


图 4 不同小麦品种不同生育时期颖壳 APX 活性变化特征

Fig. 4 The change characteristics of APX activity in glume of different wheat varieties at different growth stages

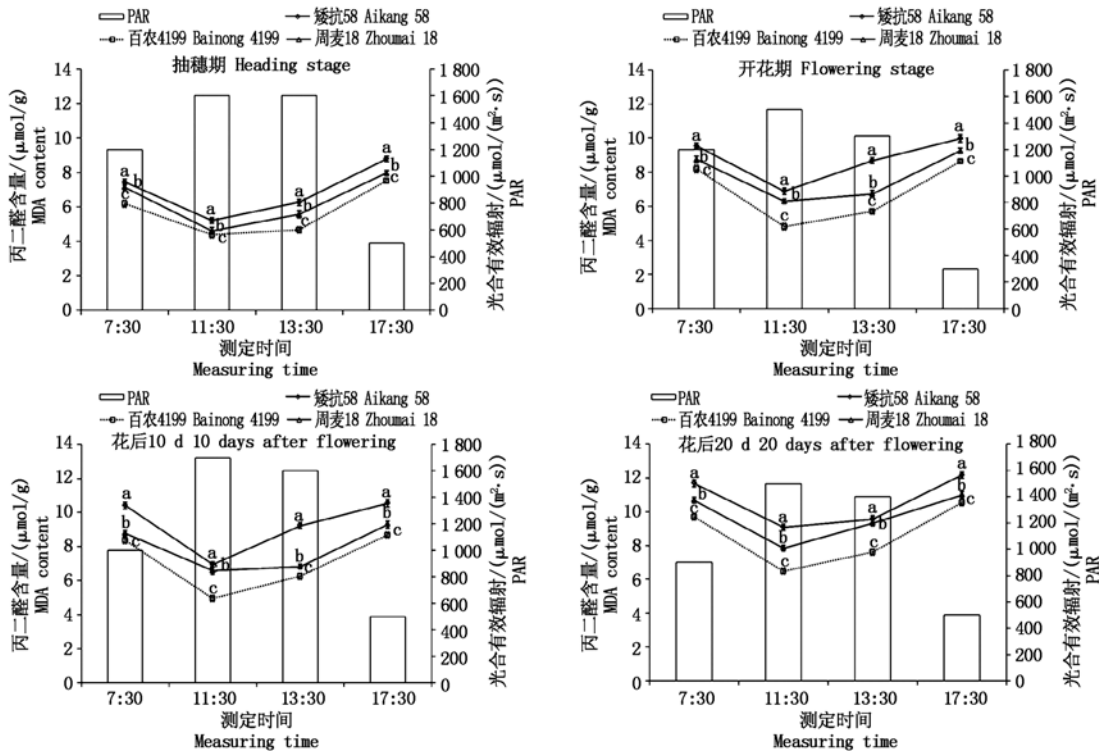


图 5 不同小麦品种不同生育时期颖壳 MDA 含量变化特征

Fig. 5 The change characteristics of MDA content in glume of different wheat varieties at different growth stages

### 3 结论与讨论

穗部绿色组织具有较高的潜在光合效率,是小麦开花后籽粒充实的重要物质来源<sup>[19,27]</sup>,在当前探索小麦高产和超高产进程中,应充分挖掘穗等非叶器官的光合优势,提高其生产潜力<sup>[18]</sup>。但近年来,小麦生育后期极易发生阴雨寡照和雾霾天气,降低了光合效率,阻碍了光合作用的正常进行<sup>[3,28-29]</sup>。另外,过高的光照强度辐射也会引起光抑制和光氧化损伤,从而降低光系统II(PSII)光化学的最大量子产率(Fv/Fm)<sup>[30]</sup>。植物通过自身调节耗散多余的光能,使自己适应这种压力条件的方式很多,其中体内产生SOD、APX和CAT等抗氧化酶清除掉过多的活性氧自由基,从而耗散多余的光能是其中机制之一<sup>[30-31]</sup>。因此,研究小麦穗部光合速率和颖壳抗氧化酶活性对光辐射强度变化的响应,是探索和挖掘高产小麦穗部光合潜力机制,从而进行高光效育种的重要方向。

本研究结果表明,在不同生育时期,无论是在早晨和傍晚弱光环境还是中午强光条件下,百农4199穗部光合速率较高,且高于矮抗58和周麦18,这与丁位华等<sup>[19]</sup>早期研究结果基本一致。说明百农4199穗部对光照强度变化适应能力较强,具有较高的光能利用能力。目前,评价小麦既耐弱光又耐强光的途径和机制很多,从本试验抗氧化酶活性对光辐射强度变化的响应角度分析,其与百农4199穗部颖壳在不同生育时期不同光照强度下能通过自身调节产生较强的SOD、APX和CAT等抗氧化酶活性有关,强的抗氧化酶活性能清除掉光胁迫产生的过多活性氧自由基,从而使穗部能聚集少量的光能或耗散多余的光能,最终使自己适应不同光照条件,这与Kreslavski等<sup>[30]</sup>说法基本一致。本研究中颖壳MDA的含量变化也证明了这一点,从研究结果来看,无论一天中光照强度如何变化,百农4199的颖壳MDA含量均低于矮抗58和周麦18,说明百农4199在不同光照条件下,受光照辐射影响程度较小,膜脂过氧化水平较低,这与百农4199颖壳具有较高的抗氧化酶活性,能促进穗部对光能的充分利用,从而保证穗部具有较高的光合速率是呈正比例关系的。

近年来,为寻求突破产量限制,穗部作为麦类作物的重要源和库,挖掘和利用穗部光合性能和高抗逆功能,实现高产与抗逆相结合,将成为高光效生理育种的重要选择指标和实现超高产的重要途径。本研究仅从小麦穗部光合速率和颖壳抗氧化酶活性对光辐射强度变化的响应做了研究,有关其他抗逆调控机理还有待进一步的深入探究。

### 参考文献:

- [1] 王绍中,王志和,田云峰,季书勤. 河南省小麦产业发展与展望[J]. 河南农业科学, 2004(7): 27-29. doi: 10.3969/j.issn.1004-3268.2004.07.008.  
Wang S Z, Wang Z H, Tian Y F, Ji S Q. Development and prospect of wheat industry in Henan [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2004(7): 27-29.
- [2] 陈雨露,康娟,王家瑞,申圆心,李玉莹,张艳菲,马耕,徐文俊,王晨阳. 灌水与施磷对小麦氮素积累运转及水分利用效率的影响[J]. 麦类作物学报, 2019, 39(9): 1095-1104. doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2019.09.10.  
Chen Y L, Kang J, Wang J R, Shen Y X, Li Y Y, Zhang Y F, Ma G, Xu W J, Wang C Y. Effect of irrigation and phosphorus application on nitrogen accumulation and water use efficiency of winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(9): 1095-1104.
- [3] Zheng Y, Mai B, Wu R, Feng Y, Sofo A, Ni Y, Sun J, Li J, Xu J. Acclimation of winter wheat (*Triticum aestivum* cv. Yangmai 13) to low levels of solar irradiance [J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 426-434. doi: 10.1007/s11099-011-0055-6.
- [4] Stutte G W, Monje O, Hatweld R D, Paul A L, Ferl R J, Simone C G. Microgravity effects on leaf morphology, cell structure, carbon metabolism and mRNA expression of dwarf wheat [J]. *Planta*, 2006, 224: 1038-1049. doi: 10.1007/s00425-006-0290-4.
- [5] 庞琳娜,史文娟,张建丰,文利军,李涛. 不同遮光度对冬小麦生长发育和水分利用效率的影响[J]. 水土保持通报, 2018, 38(4): 53-59.  
Pang L N, Shi W J, Zhang J F, Wen L J, Li T. Effects of different shading treatments on growth and water use efficiency of winter wheat [J]. *Bulletin of Soil and Conservation*, 2018, 38(4): 53-59.
- [6] 刘希伟,张敏,姚凤娟,高晓杰,蔡瑞国. 花后不同强度遮光对糯小麦和非糯小麦干物质积累和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(4): 521-527. doi: 10.7606/j.issn-1009-1041.2015.04.12.  
Liu X W, Zhang M, Yao F J, Gao X J, Cai R G. Effects of different shading intensity after flowering on dry matter accumulation and yield of waxy and non-waxy wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(4): 521-527.
- [7] 李常英,张金凤,丁美丽,王裕. 遮光强度对小麦叶片光合特性及生理代谢特征的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2019, 39(6): 1-7. doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.201901007.  
Li C Y, Zhang J F, Ding M L, Wang Y. Shading intensity impact the photosynthetic rate and physiological metabolism of wheat [J]. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2019, 39(6): 1-7.
- [8] 王进,王永刚,卯昇涛,袁远. 光强对小麦Wx近等基因系光合特性的影响[J]. 西南农业学报, 2017, 30(9): 1934-1939. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2017.9.002.  
Wang J, Wang Y G, Mao S T, Yuan Y. Effects of light intensity on photosynthetic characteristics of Wx near-isogenic wheat lines [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 30(9): 1934-1939.
- [9] 刘希伟,张敏,宋霄君,刘增辉,蔡瑞国. 糯小麦和非糯小麦干物质积累及产量对灌浆期不同阶段弱光的响应[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(6): 873-879. doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2015.06.21.  
Liu X W, Zhang M, Song X J, Liu Z H, Cai R G. Effect of low light at different grain filling stages on dry matter accumulation and yield of waxy and non-waxy wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2015, 35(6): 873-879.
- [10] Taylor S H, Long S P. Slow induction of photosynthesis on shade to sun transitions in wheat may cost at least

- 21% of productivity [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B: Biological Sciences)*, 2017, 372 (1730): 1–9. doi:10.1098/rstb.2016.0543.
- [11] Ögren E, Rosenqvist E. On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species [J]. *Photosynthesis Research*, 1992, 33: 63–71.
- [12] 张英华, 杨佑明, 曹莲, 郝杨凡, 黄菁, 李金鹏, 姚得秀, 王志敏. 灌浆期高温对小麦旗叶与非叶器官光合和抗氧化酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2015, 41 (1): 136–144. doi:10.3724/SP.J.1006.2015.00136. Zhang Y H, Yang Y M, Cao L, Hao Y F, Huang J, Li J P, Yao D X, Wang Z M. Effect of high temperature on photosynthetic capability and antioxidant enzyme activity of flag leaf and non-leaf organs in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41 (1): 136–144.
- [13] 李宏伟, 李滨, 郑琪, 李振声. 小麦幼苗从低光到强光适应过程中光合和抗氧化酶变化 [J]. *作物学报*, 2010, 36 (3): 449–456. doi:10.3724/SP.J.1006.2010.00449. Li H W, Li B, Zhang Q, Li Z S. Variation in photosynthetic traits and antioxidant enzyme activities of wheat seedlings transferred from low to high light growth condition [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36 (3): 449–456.
- [14] 周传凤, 郑国生, 张玉喜, 刘春英. 强光胁迫对牡丹叶片抗氧化系统的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2011, 39 (3): 232–233. doi:10.3969/j.issn.1002-1302.2011.03.092. Zhou C F, Zheng G S, Zhang Y X, Li C Y. Effects of strong light stress on antioxidant system in peony leaves [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, 39 (3): 232–233.
- [15] 董杰, 陈新新, 杨倩, 张怀渝, 陈洋尔. 高光、水分和盐胁迫下小麦光合特性和抗氧化酶系统的比较 [J]. *麦类作物学报*, 2018, 38 (3): 315–322. doi:10.7606/j.issn.1009-1041.2018.03.09. Dong J, Chen X X, Yang Q, Zhang H Y, Chen Y E. Effects of high light, water and salt stresses on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme system in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38 (3): 315–322.
- [16] 茹振钢, 冯素伟, 李淦. 黄淮海区小麦品种的高产潜力与实现途径 [J]. *中国农业科学*, 2015, 48 (17): 3388–3393. doi:10.3864/j.issn.0578-1752.2015.17.006. Ru Z G, Feng S W, Li G. High-yield potential and effective ways of wheat in Yellow & Huai River Valley facultative winter wheat region [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48 (17): 3388–3393.
- [17] 张其鲁, 张立全, 张连晓, 郭永清, 张东起. 小麦的高产育种途径及其发展趋势 [J]. *麦类作物学报*, 2007, 27 (1): 176–178. doi:10.3969/j.issn.1009-1041.2007.01.037. Zhang Q L, Zhang L Q, Zhang L X, Guo Y Q, Zhang D Q. Trendency on methods of high yield breeding of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2007, 27 (1): 176–178.
- [18] 王志敏, 张英华, 张永平, 吴永成. 麦类作物穗器官的光合性能研究进展 [J]. *麦类作物学报*, 2004, 24 (4): 136–139. doi:10.3969/j.issn.1009-1041.2004.04.033. Wang Z M, Zhang Y H, Zhang Y P, Wu Y C. Review on photosynthetic performance of ear organs in triticeae crops [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2004, 24 (4): 136–139.
- [19] 丁位华, 陈向东, 冯素伟, 胡铁柱, 王丹, 杨艳艳, 李笑慧, 茹振钢. 黄淮海区若干高产小麦品种穗光合性能及产量性状的研究 [J]. *华北农学报*, 2016, 31 (5): 134–139. doi:10.7668/hbnxb.2016.05.020. Ding W H, Chen X D, Feng S W, Hu T Z, Wang D, Yang Y Y, Li X H, Ru Z G. Research on photosynthetic characteristics and yield traits of several high-yield wheat varieties in Huang-Huai area [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31 (5): 134–139.
- [20] Elston J. Crop physiology: Some case histories [J]. *Agricultural Systems*, 1977, 2 (3): 242–243. doi:10.1016/0308-521X(77)90010-5.
- [21] 徐晓玲, 王志敏, 张俊平. 灌浆期热胁迫对小麦不同绿色器官光合性能的影响 [J]. *植物学报*, 2001, 43 (6): 571–577. doi:10.3321/j.issn:1672-9072.2001.06.004. Xu X L, Wang Z M, Zhang J P. Effect of heat stress on photosynthetic characteristics of different green organs of winter wheat during grain-filling stage [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2001, 43 (6): 571–577.
- [22] Teare I D, Peterson C J. Surface area of chlorophyll containing tissue on the inflorescence of *Triticum aestivum* L. [J]. *Crop Science*, 1971, 11 (5): 627–628.
- [23] 李合生, 孙群, 赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 165–260. Li H S, Sun Q, Zhao S J. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 165–260.
- [24] 张亚宏, 孙万仓, 魏文慧, 武军艳, 曾军, 刘雅丽, 叶剑. 自交对甘蓝型油菜叶片 SOD、CAT、APX 活性的影响 [J]. *华北农学报*, 2008, 23 (1): 105–108. doi:10.7668/hbnxb.2008.01.023. Zhang Y H, Sun W C, Wei W H, Wu J Y, Zeng J, Liu Y L, Ye J. Changes of SOD, CAT and APX of *Brassica napus* infected by selfing in total growth period [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23 (1): 105–108.
- [25] 张之为, 李晓静, 白金瑞, 陈帅, 范梦轩. 高温条件下 CO<sub>2</sub> 对黄瓜 SOD、POD 和 CAT 活性及其基因表达的影响 [J]. *华北农学报*, 2017, 32 (4): 67–72. doi:10.7668/hbnxb.2017.04.011. Zhang Z W, Li X J, Bai J R, Chen S, Fan M X. Effect of CO<sub>2</sub> on cucumber leaf SOD, POD and CAT activity and gene expression under high temperature [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2017, 32 (4): 67–72.
- [26] 程祥飞, 王磊, 聂林杰, 李永华. 低温胁迫下菊花叶片叶绿素荧光特性与抗氧化酶活性的变化 [J]. *河南农业科学*, 2018, 47 (4): 104–108. doi:10.15933/j.cnki.1004-3268.2018.04.019. Cheng X F, Wang L, Nie L J, Li Y H. Chlorophyll fluorescence characteristics and antioxidant enzyme activities of chrysanthemum leaves under low temperature stress [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2018, 47 (4): 104–108.
- [27] Maydup M L, Anotnietta M, Guiamet J J, Tambussi E A. The contribution of green parts of the ear to grain filling in old and modern cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.): Evidence for genetic gains over the past century [J]. *Field Crops Research*, 2012, 134: 208–215. doi:10.1016/j.fcr.2012.06.008.
- [28] Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, Masia A. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree [J]. *Plant Science*, 2004, 166 (2): 293–302. doi:10.1016/j.plantsci.2003.09.018.
- [29] Zheng L, Van Labeke M C. Effects of different irradiation levels of light quality on *Chrysanthemum* [J]. *Scientia Horticulturae*, 2018, 233: 124–131. doi:10.1016/j.scienta.2018.01.033.
- [30] Kreslavski V D, Carpentier R, Klimov V V, Murata N, Allakhverdiev S I. Molecular mechanism of stress resistance of photosynthetic apparatus [J]. *Biologicheskoe Membrany*, 2007, 24 (3): 185–205. doi:10.1134/S1990747807030014.
- [31] Chou C M, Chen L C. Effects on different age levels of distinct lighting environment design [J]. *Journal of Industrial and Production Engineering*, 2013, 30 (8): 488–494. doi:10.1080/21681015.2013.863228.