

高温胁迫对不同小麦品种光合性能的影响

张裴裴, 黄正来*, 张文静, 汪 强, 刘明超

(安徽农业大学农学院, 合肥 230036)

摘 要: 选用不同品种小麦(弱春性品种淮麦 30、半春性品种郑麦 9023 和半冬性品种烟农 19), 研究花后 7 d 和花后 15 d 高温对旗叶光合和叶绿素荧光特性的影响。结果表明, 花后 7~9 d (T1) 高温 24 °C/34 °C(夜/昼)处理后, 烟农 19 的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_p)、非光化学猝灭系数(q_n)和光系统 II (PS II) 非循环光合电子传递速率(ETR)显著高于淮麦 30 和郑麦 9023; 郑麦 9023 的 P_n 、 C_i 和 F_o 显著高于淮麦 30, 胞间 CO_2 浓度(C_i)显著高于烟农 19; 淮麦 30 的 C_i 、 q_p 和 q_n 显著高于郑麦 9023。花后 15 d 高温 26 °C/36 °C(夜/昼)处理后, 烟农 19 的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 F_v/F_m 、 q_p 、 q_n 和 ETR 显著高于淮麦 30 和郑麦 9023; 郑麦 9023 的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 F_v/F_m 、 q_p 和 ETR 显著高于淮麦 30; 淮麦 30 的 F_o 显著高于郑麦 9023 和烟农 19。花后 7 d 和花后 15 d 高温胁迫下, 半冬性品种烟农 19 具有较高的光合活性和较强的自我保护机制, 春性品种郑麦 9023 最低。

关键词: 小麦; 旗叶; 高温胁迫; 光合性能; 叶绿素荧光

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2015)01-0092-05

Effect of high temperature on photosynthetic performance in wheat

ZHANG Peipei, HUANG Zhenglai, ZHANG Wenjing, WANG Qiang, LIU Mingchao

(School of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

Abstract: The effect of high temperature on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in different wheat varieties (emi-spring wheat cultivar: Huaimai 30, semi-spring wheat cultivar: zhengmai 9023, and semi-winter wheat cultivar: Yannong 19) was studied at the 7th and 15th day after anthesis. The results showed that after the seedlings were exposed to the high temperature (24 °C/ 34 °C, night/ day) at the 7th day after anthesis for 3 days, the net photosynthetic rate (P_n), stomata conductance (G_s), maximum quantum yield of PSII (F_v/F_m), photochemical quenching (q_p), non-photochemical quenching (q_n), and acyclic photosynthetic electron transfer rate of PSII (ETR) of Yannong 19 were significantly higher than those of Huaimai 30 and Zhengmai 9023 ($P < 0.05$) and the P_n , C_i and F_o of Zhengmai 9023 were significantly higher than those of Huaimai 30, while the intercellular CO_2 concentration (C_i) of Yannong 19 was significantly lower than that of Zhengmai 9023 and Huaimai 30. In addition, intercellular CO_2 concentration (C_i), photochemical quenching (q_p) and non-photochemical quenching (q_n) of Huaimai 30 were significantly higher than those of Zhengmai 9023. After exposure to the high temperature (26 °C/36 °C, night/ day) at the 15th day after anthesis for 3 days, P_n , G_s , C_i , F_v/F_m , q_p , q_n and ETR of Yannong 19 were significantly higher than those of Huaimai30 and Zhengmai 9023 ($P < 0.05$), while F_o of Yannong 19 was significantly lower than that of Huaimai 30 and Zhengmai 9023. In addition, P_n , G_s , C_i , F_v/F_m , q_p and EYR of Zhengmai 9023 were significantly higher than those of Yannong 19. However, F_o of Zhengmai 9023 was significantly higher than that of Huaimai 30, and F_o of Huaimai 30 was significantly higher than that of Yannong 19. Therefore, under the high temperature stress at the 7th and 15th day after anthesis, semi-winter wheat cultivar (Yannong 19) had the highest photosynthetic activity and the best self-protection mechanism, followed by spring wheat cultivar (Huaimai 30), and semi-spring cultivar (Zhengmai 9023).

Key words: wheat; flag leaf; high temperature stress; photosynthetic performance; chlorophyll fluorescence

收稿日期: 2014-06-25

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划(2011BAD16B06-3, 2012BAD04B09, 2012BAD14B13)资助。

作者简介: 张裴裴, 硕士研究生。E-mail: peipei1218.cool@163.com

* 通信作者: 黄正来, 教授。E-mail: xdneyjs@163.com

温度是影响小麦整个生长发育周期的重要影响因素之一。小麦是喜凉的 C_3 作物, 它的籽粒灌浆过程的最适宜温度为 $20\sim 24\text{ }^\circ\text{C}$, 最高温度为 $30\sim 32\text{ }^\circ\text{C}$ ^[1]。小麦产量的 $90\%\sim 95\%$ 均来自于光合作用, 产量的形成主要是由花前茎秆中贮藏物质的运转和花后功能叶片旗叶的光合产物的积累, 其中籽粒产量的 80% 以上都来自后者^[2-3]。小麦生育后期冠层的主要构成者是旗叶, 其对冠层叶片的光合作用的贡献率高达 32% 。前人已经对小麦旗叶的光合生理特性的变化进行了充分的研究^[4-8]。黄淮地区是中国小麦的第二大主产区, 小麦从抽穗到成熟过程的日平均气温高于 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 的天气大约占到了该生育阶段的 $1/3$ ^[3, 9], 并且黄淮地区常常会伴有干热风现象的出现, 小麦在花后遭受高温胁迫会损害到叶片的光合功能, 加速叶片和植株的衰老^[10-13], 从而严重影响小麦的生长发育、品质和产量^[14]。目前为止, 人们普遍认为光系统 II (PS II) 是高温逆境伤害到光合作用机构的原初部位^[15], 而光系统 I (PS I) 的功能在高温逆境下是比较稳定的。高温逆境对 PS II 的伤害主要包括: PS II 外周天线从核心复合体的脱落^[16]、天线结构的变化^[17]、Ps II 受体侧从 Q_A-Q_B 的电子传递受到抑制^[18]和放氧复合体活性的丧失^[19]。小麦在生育期遭受高温胁迫会引起小麦植株一系列的生理生化变化, 研究这些变化的生理生化特性, 对于选育抗高温性品种以及采取减灾、丰产和高效的栽培管理措施具有及其重要理论指导意义。

目前, 有关于稻-麦轮作体系下, 不同小麦品种的相关研究报道比较少。本试验以沿淮江淮稻茬小麦为研究对象, 选用不同的小麦品种 (弱春性、半春性和半冬性), 在花后 $7\sim 9\text{ d}$ 和花后 $15\sim 17\text{ d}$ 人工模拟高温逆境, 研究各个小麦品种旗叶的叶片光合特征的变化, 揭示了灌浆期高温胁迫对稻茬小麦光合性能的影响机理, 为小麦生产中应对突发的气温变化、及时采取减灾补救措施和选育高产优质品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2013 年 5 月在安徽农业大学校内试验基地进行, 供试土壤为黄棕壤土, $0\sim 20\text{ cm}$ 土层土壤 pH 为 6.5, 有机质 $17.2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全氮 $1.5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效氮 $105.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效磷 $23.0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效钾 $161.6\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。供试的 3 种不同的小麦品种 (*Triticum aestivum*) 分别为淮麦 30 (弱春性品种, 由江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所育成)、郑麦 9023 (春性

品种, 由河南省农业科学院小麦研究所高产育种研究室选育) 和烟农 19 (半冬性品种, 由山东省烟台市农业科学院选育)。盆栽种植, 盆直径 30 cm , 高 30 cm , 每品种 20 盆, 每盆 15 株左右, 埋于试验田中, 田间管理按高产栽培要求进行。

1.2 高温胁迫处理

2013 年 5 月 1 日 (开花后 7 d T1) 取盆栽小麦移入室内, $8:00$ 放入人工气候培养箱, 人工控制温度 $24\text{ }^\circ\text{C}/34\text{ }^\circ\text{C}$ (夜/昼), 气候箱内相对湿度控制在 $60\%\pm 5\%$, 连续处理 3 d , 于 2013 年 5 月 9 日早晨 $8:00$ 取出; 2013 年 5 月 8 日 (花后 15 d T2) 取盆栽小麦移入室内, $8:00$ 放入人工气候培养箱, 人工控制温度 $26\text{ }^\circ\text{C}/36\text{ }^\circ\text{C}$ (夜/昼), 气候箱内相对湿度控制在 $60\%\pm 5\%$, 连续处理 3 d , 于 2013 年 5 月 10 日 $8:00$ 取出。2 次处理每个品种均各取 3 盆, 以未经高温处理的同一品种小麦作为对照 (CK)。每次处理结束后, 将各个处理移回田间自然条件下生长直至成熟。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 光合参数测定 利用美国产 Li-6400XT 便携式光合作用测定系统, 于处理结束当天 $9:00$ 测定 1 次: 设置内置红蓝光光源光照强度为 $800\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 环境 CO_2 浓度为 $300\sim 400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 分别测定高温处理和对照小麦旗叶的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i), 每盆随机测定 3 株。

1.3.2 叶绿素荧光参数测定 利用德国产的调制叶绿素荧光成像系统 M 系列 IMAGING-PAM, 于处理结束当天 $19:00$ 测定 1 次: 分别测定经过 20 min 暗适应后高温处理和对照小麦旗叶的初始荧光 (F_0)、PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学猝灭系数 (q_p)、非光化学猝灭系数 (q_n) 和 PS II 非循环光合电子传递速率 (ETR), 每盆随机测定 3 株。

1.4 数据处理

采用 DPS 7.05 软件对数据进行方差分析和差异显著性检验 (Duncan 法, $\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同时期高温胁迫对不同小麦品种光合特性的影响

由表 1 可看出, 对照的 3 个小麦品种间, P_n 表现为烟农 19 > 淮麦 30 > 郑麦 9023, 品种间差异显著; G_s 表现为烟农 19 和淮麦 30 显著高于郑麦 9023, 但淮麦 30 与烟农 19 间无显著差异; C_i 表现为淮麦 30 > 烟农 19 > 郑麦 9023, 品种间差异显著。花后 7 d 高温处理的 3 个小麦品种间, P_n 表现为烟农 19 >

郑麦 9023 > 淮麦 30; G_s 表现为烟农 19 显著高于淮麦 30 和郑麦 9023, 但淮麦 30 与郑麦 9023 无显著差异; C_i 表现为郑麦 9023 > 淮麦 30 > 烟农 19。

花后 15 d 对照的 3 个小麦品种间, P_n 表现为淮麦 30 > 郑麦 9023 > 烟农 19, 品种间差异显著; G_s 表现为烟农 19 > 淮麦 30 > 郑麦 9023, 品种间差异

显著; C_i 表现为淮麦 30 显著高于郑麦 9023 和烟农 19, 但郑麦 9023 与烟农 19 间无显著差异。花后 15 d 高温处理的 3 个小麦品种间, P_n 表现为烟农 19 > 郑麦 9023 > 淮麦 30, 品种间差异显著; G_s 和 C_i 均表现为烟农 19 显著高于淮麦 30 和郑麦 9023, 但淮麦 30 与郑麦 9023 间无显著差异 (表 1)。

表 1 不同时期高温胁迫对不同小麦品种光合参数的影响

Table 1 Effects of high temperature stress on photosynthetic parameters of different wheat varieties at different growth stages

生育期 Growth stage	处理 Treatment	品种 Variety	$P_n / \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$G_s / \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$C_i / \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$
T1	对照 Control	淮麦 30 Huaimai 30	11.79±0.06 ^b	0.12±0.00 ^a	151.76±2.19 ^a
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	10.34±0.29 ^c	0.10±0.00 ^b	112.33±1.13 ^c
		烟农 19 Yannong 19	14.31±0.42 ^a	0.14±0.00 ^a	134.67±0.73 ^b
	高温胁迫 High temperature stress	淮麦 30 Huaimai 30	2.07±0.06 ^c	0.01±0.00 ^b	204.82±3.42 ^b
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	2.59±0.18 ^b	0.02±0.00 ^b	246.26±10.90 ^a
		烟农 19 Yannong 19	4.49±0.14 ^a	0.10±0.01 ^a	164.79±5.32 ^c
T2	对照 Control	淮麦 30 Huaimai 30	13.74±0.26 ^a	0.08±0.00 ^b	155.54±2.59 ^a
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	11.05±0.21 ^b	0.03±0.00 ^c	111.20±4.11 ^b
		烟农 19 Yannong 19	12.04±0.07 ^c	0.11±0.00 ^a	115.90±1.27 ^b
	高温胁迫 High temperature stress	淮麦 30 Huaimai 30	2.98±0.11 ^c	0.03±0.00 ^b	109.71±4.48 ^b
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	5.27±0.10 ^b	0.04±0.00 ^b	114.29±3.90 ^b
		烟农 19 Yannong 19	8.28±0.07 ^a	0.14±0.00 ^a	201.91±2.29 ^a

注: 同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters in the same column mean significant difference among treatments at the 0.05 level. The same below.

表 2 不同时期高温胁迫对不同小麦品种叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of high temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters of different wheat varieties at different growth stages

生育期 Growth stage	处理 Treatment	品种 Variety	F_o	F_v/F_m	q_p	q_n	ETR
T1	对照 Control	淮麦 30 Huaimai 30	0.10±0.00 ^a	0.81±0.0015 ^a	0.41±0.00 ^a	0.77±0.01 ^a	76.37±0.99 ^a
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	0.12±0.00 ^a	0.79±0.00 ^b	0.38±0.01 ^b	0.71±0.00 ^b	75.37±0.34 ^a
		烟农 19 Yannong 19	0.04±0.03 ^b	0.77±0.00 ^c	0.30±0.00 ^c	0.57±0.00 ^c	61.63±0.79 ^b
	高温胁迫 High temperature stress	淮麦 30 Huaimai 30	0.11±0.00 ^b	0.75±0.00 ^b	0.26±0.00 ^b	0.82±0.00 ^b	41.17±0.88 ^b
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	0.14±0.00 ^a	0.75±0.00 ^b	0.21±0.00 ^c	0.64±0.01 ^c	31.33±1.23 ^b
		烟农 19 Yannong 19	0.11±0.00 ^c	0.79±0.00 ^a	0.28±0.00 ^a	0.90±0.00 ^a	46.80±0.93 ^a
T2	对照 Control	淮麦 30 Huaimai 30	0.12±0.00 ^a	0.76±0.00 ^c	0.46±0.00 ^a	0.87±0.03 ^a	36.67±0.26 ^c
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	0.10±0.00 ^b	0.82±0.00 ^a	0.32±0.00 ^b	0.84±0.00 ^b	44.87±0.12 ^b
		烟农 19 Yannong 19	0.10±0.00 ^c	0.80±0.00 ^b	0.25±0.00 ^c	0.82±0.00 ^c	52.00±0.85 ^a
	高温胁迫 High temperature stress	淮麦 30 Huaimai 30	0.14±0.00 ^a	0.71±0.00 ^b	0.17±0.00 ^b	0.87±0.00 ^c	26.97±0.37 ^c
		郑麦 9023 Zhengmai 9023	0.14±0.00 ^b	0.74±0.00 ^a	0.22±0.00 ^a	0.88±0.00 ^b	32.13±0.46 ^b
		烟农 19 Yannong 19	0.13±0.00 ^c	0.75±0.00 ^a	0.22±0.00 ^a	0.93±0.00 ^a	35.17±0.45 ^a

2.2 不同时期高温胁迫对不同小麦品种叶绿素荧光特性的影响

由表 2 可以看出, 对照的 3 个小麦品种间, F_o 表现为无显著差异; F_v/F_m 表现为淮麦 30 > 郑麦 9023 > 烟农 19, 品种间差异显著; q_p 和 q_n 均表现为淮麦 30 > 郑麦 9023 > 烟农 19, 品种间差异显著;

ETR 表现为淮麦 30 和郑麦 9023 显著高于烟农 19, 但淮麦 30 与郑麦 9023 间无显著差异。花后 7 d 高温处理的 3 个小麦品种间, F_o 表现为郑麦 9023 > 淮麦 30 > 烟农 19, 品种间差异显著; F_v/F_m 和 ETR 都表现为烟农 19 显著高于郑麦 9023 和淮麦 30, 但郑麦 9023 和淮麦 30 品种间无差异显著; q_p 和 q_n 均表

现为烟农 19>淮麦 30>郑麦 9023, 品种间差异显著。

花后 15 d 对照的 3 个小麦品种间, F_o 表现为淮麦 30>郑麦 9023>烟农 19, 品种间差异显著; F_v/F_m 表现为郑麦 9023>烟农 19>淮麦 30, 品种间差异显著; q_p 和 q_n 均表现为淮麦 30>郑麦 9023>烟农 19, 品种间差异显著。ETR 表现为烟农 19>郑麦 9023>淮麦 30, 品种间差异显著。花后 15 d 高温处理的 3 个小麦品种间, F_o 表现为淮麦 30>郑麦 9023>烟农 19, 品种间差异显著; F_v/F_m 和 q_p 都表现为烟农 19 和郑麦 9023 显著高于淮麦 30, 但郑麦 9023 与淮麦 30 间无显著差异; q_n 和 ETR 都表现为烟农 19>郑麦 9023>淮麦 30, 品种间差异显著(表 2)。

3 讨论

3.1 花后不同时期高温胁迫下不同小麦品种光合特性的差异

本试验在花后 7 d 和 15 d, 3 个品种小麦间的 P_n 差异显著。苏德荫^[20]研究指出小麦叶片在 25℃ 条件下 P_n 最大, 低于或高于此温度均导致 P_n 不同程度下降。本试验通过模拟小麦灌浆初期高温条件, 研究表明高温胁迫 3 d 会导致旗叶 P_n 显著下降, 降幅随生育期推进而增大, 且气孔限制不是 P_n 降低的主要原因^[21]。花后 7 d 高温处理后, 弱春性品种淮麦 30、郑麦 9023 和半冬性品种烟农 19 的 P_n 和 G_s 低, C_i 高。花后 15 d 高温处理后, 弱春性品种淮麦 30 的 P_n 、 G_s 和 C_i 低, 而半冬性品种烟农 19 P_n 低, G_s 和 C_i 高, 由此推断, 高温可能破坏了抗高温弱的品种小麦光合机制, 导致 CO_2 同化力下降, CO_2 大量积累, 使 C_i 升高, P_n 降低; 而高温可能仅仅影响了抗高温性强的品种小麦气孔的闭合, 气孔的部分关闭限制了 CO_2 向叶绿体的运输, 使 C_i 下降, P_n 降低。

从本试验中还可以看出, 花后 7 d 和花后 15 d 高温处理后, 半冬性品种烟农 19 的净光合速率值 P_n 下降的幅度最小, 分别下降了 68.63% 和 31.23%, 弱春性品种淮麦 30 下降的幅度最大, 分别是 82.44% 和 78.31%, 并且花后 15 d 高温胁迫后下降的幅度要小于花后 7 d 高温胁迫后下降的幅度, 这可能与随着生育期的推进, 小麦开始产生适应热环境的叶片, 从而使 P_n 下降的幅度减缓有关; 花后 7 d 高温处理后, 淮麦 30 和郑麦 9023 的 C_i 值均有明显的增长, 而花后 15 d 高温处理后, 淮麦 30 和郑麦 9023 的 C_i 值变化不大, 这说明短期不同程度高温胁迫抑制光合作用的原理不同。

3.2 花后不同时期高温胁迫下不同小麦品种叶绿素荧光特性的差异

国内外已经有大量文献报道关于高温胁迫对植物叶片叶绿素荧光参数影响的研究, 高温胁迫会导致叶绿素荧光参数的 F_o 升高, 但是 F_v/F_m 和 F_v/F_o 等值下降^[22-24]。Tamasaki 等^[25]认为, 高温处理下的叶片光合速率下降与其叶绿素荧光参数 F_v/F_m 值降低呈正相关, 与叶绿素荧光参数 F_o 等呈显著负相关。但 Korny 等^[26]认为, 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 降低的程度比较小, 就不会影响到光合速率, 只有大幅度降低(降低 40%~60%)后才降低光合速率。本试验的研究结果与 Tamasaki^[27]等的结果一致, 在花后 7 d 和花后 15 d 高温处理后, F_o 显著升高, F_v/F_m 和 q_p 下降, 光合速率 P_n 值也显著下降。

非光化学能量耗散易造成 F_o 的降低, 而光合机构被破坏又使其升高^[28]。本试验在花后 7 d 和花后 15 d, 高温胁迫前和高温胁迫后, 春性品种郑麦 9023 和弱春性品种淮麦 30 的 F_o 值均高于半冬性品种烟农 19, 这可能与不同品种小麦抗高温性不同有关, 抗高温性弱的小麦品种更容易遭受高温的伤害; q_p 反映光合活性高低, q_n 反映植物光保护能力强弱^[29], 高温处理后烟农 19 具有具有较高的 q_p 和 q_n 值, 这说明半冬性品种烟农 19 的光活性高、自我保护机制强; F_v/F_m 被视为光合性能的敏感指标^[30], 3 个品种小麦间的 F_v/F_m 部分存在显著差异, 高温处理后, 呈现出抗高温性弱的小麦品种 F_v/F_m 低的结果; 另外高温处理后, 半冬性品种烟农 19 的 ETR 值最高, 即烟农 19 的光合活性强。

从本试验中还可以看出, 花后 7 d 和花后 15 d 高温胁迫处理后, 叶绿素荧光参数 F_o 值有不同程度的升高, 并且花后 15 d 高温处理的 F_o 的升高幅度要高于花后 7 d, F_v/F_m 、 q_p 和 ETR 下降, 并且花后 15 d 高温处理的 F_v/F_m 、 q_p 和 ETR 下降的幅度要高于花后 7 d。高温逆境不仅影响光合电子传递、光合磷酸化等过程, 同时引发光合机构的损伤。本试验通过逆境模拟研究, 发现花后高温使旗叶 q_p 、ETR 和 F_v/F_m 及均有所下降, 表明 PS II 潜在活性及光化学效率降低。

综上所述, 本试验研究结果表明, 在花后 7 d 和花后 15 d 高温处理后, 3 个小麦品种间的光合参数和叶绿素荧光参数均有显著差异, 综合表现为半冬性品种烟农 19 的光合性能受高温胁迫的影响程度最小, 春性品种郑麦 9023 的光合性能受高温胁迫的影响程度最大。说明在花后 7 d 和花后 15 d 高温胁迫会影响到小麦的光合性能。不同基因型的小麦

品种的抗高温性不同,其光合活性受到抑制程度也不同;高温胁迫后,抗高温性强的小麦的光合机构受到的损伤程度比较轻,具有较高的光合活性和较强的自我保护机制。

参考文献:

- [1] 田良才,张明仪,李晋传. 小麦超高产的主要障碍[J]. 山西农业科学, 1995, 23(2): 14-18.
- [2] 徐如强,孙其信,张树榛. 小麦耐热性研究现状与展望[J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(3): 33-40.
- [3] 陈希勇,孙其信,孙长征. 春小麦耐热性表现及其评价[J]. 中国农业大学学报, 2000, 5(1): 43-49.
- [4] 周秋峰,黄长志,赵建国,等. 高温胁迫对小麦产量和生长发育的影响[J]. 农业科技通讯, 2013, 6(1): 178-181.
- [5] 江文文,尹燕桦,王振林,等. 花后高温胁迫下氮肥追施后移对小麦产量及旗叶生理特性的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(5): 942-949.
- [6] 项超,徐智斌,冯波,等. 四川小麦品种的旗叶光合特性[J]. 应用与环境生物学报, 2013, 19(1): 84-89.
- [7] 宗学风,张建奎,王三根. 蓝、紫粒小麦光合特性的研究[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(6): 1423-142.
- [8] 王义芹,杨兴洪,李滨,等. 小麦叶面积及光合速率与产量关系的研究[J]. 华北农学报, 2008, 23(增刊): 10-15.
- [9] 金善宝,中国小麦学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 162-166.
- [10] Djanaguiraman M, Prasad P V V, Boyle D L, et al. High-temperature stress and soybean leaves: leaf anatomy and photosynthesis[J]. Crop Science, 2011, 51(5): 2125-2131.
- [11] Allakhverdiev S I, Kreslavski V D, Klimov V V, et al. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis[J]. Photosynthesis Research, 2008, 98(1-3): 541-550.
- [12] 徐恒永,赵君实. 高产冬小麦的冠层光合能力及不同器官的贡献[J]. 作物学报, 1995, 21(2): 204-209.
- [13] Suzuki N, Mittler R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction [J]. Physiologia Plantarum, 2006, 126: 45-51.
- [14] 张雷明,上官周平,毛明策,等. 长期施氮对旱地小麦灌浆期叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(5): 695-698.
- [15] Berry J A, Sjolokman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1980, 31: 491-543.
- [16] Armond P A, Bjorkman O, Staehelin L A. Discussion of supermolecular complexes in chloroplastic membranes: A manifestation of heat damage to the photosynthetic apparatus [J]. Biochim Biophys Acta, 1980, 601: 433-442.
- [17] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics, 2007, 1767(6): 414-421.
- [18] Cao J, Govindjee. Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of active and inactive Photosystem II in thylakoid membranes [J]. Biochim Biophys Acta, 1990, 1015: 180-188.
- [19] Yamane Y, Kashino Y, Koi ke H. Effects of high temperatures on the photosynthetic systems in spinach: Oxygen-evolving activities, fluorescence characteristics and the denaturation process [J]. Photosynth Res, 1998, 57: 51-59.
- [20] 刘祚昌,苏德荫. 高温对小麦叶绿体核糖体和叶绿素蛋白质生物合成的影响[J]. 植物学报, 1985, 27(1): 63-67.
- [21] Noctor G, Foyer C H. Ascorbate and Glutathione: Keeping active oxygen under control [J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1998, 49: 249-279.
- [22] 汪炳良,徐敏,史庆华,等. 高温胁迫对早熟花椰菜叶片抗氧化系统和叶绿素及其荧光参数的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(8): 1245-1250.
- [23] 陈一舞,邵桂花. 盐胁迫对大豆幼苗子叶各细胞器超氧化物歧化酶的影响[J]. 作物学报, 1997, 23(2): 214-219.
- [24] Quartacci M F, Navarilzzo F. Water stress and free radical mediated changes in sunflower seedling [J]. Plant Physiol, 1991, 139(5): 621-625.
- [25] Tamasaki T, Yamakawa T, Yamane Y, et al. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat[J]. Plant Physiol, 2002, 128: 1087-1097.
- [26] Kornyevev D, Logan B A, Tissue D T, et al. Compensation for PSII photoinactivation by regulated non-photochemical dissipation influences the impact of photoinactivation on electron transport and CO₂ assimilation[J]. Plant Cell Physiol, 2006, 47: 437-446.
- [27] 马德华,庞金安,李淑菊,等. 温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 350-355.
- [28] 郭培国,李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响[J]. 植物学报, 1999, 42: 673-677.
- [29] 丁在松,王春艳,关东明,等. 早稻×稗草杂交后代 YF2-1 光合作用气体交换、叶绿素荧光和抗氧化酶系统对渗透胁迫的响应[J]. 作物学报, 2011, 37(5): 876-881.
- [30] 冯立国,俞菊,陶俊,等. 高温胁迫对一品红光合作用与叶绿素荧光的影响[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2009, 30(3): 71-74.