

弱光对水稻生长发育影响研究进展*

杜彦修 季 新 张 静 李俊周 孙红正 赵全志**

(河南农业大学农学院 河南省粮食作物生理生态与遗传改良国家重点实验室培育基地 农业部黄淮海作物生理生态与耕作重点实验室 郑州 450002)

摘 要 光是影响植物生长发育重要的环境因子之一。随着全球气候的异常,水稻生育期内阴雨寡照天气增多,太阳辐照减少,弱光会对水稻生长发育产生不利影响。本文综述了国内外有关弱光对水稻营养生长、避阴反应、光合作用特性、产量形成和品质等方面的影响。水稻营养生长的各个方面都受弱光影响,包括株高、分蘖、根系、叶片及其气孔和叶绿素等的发育。最重要的是弱光通过影响光合作用,进而影响干物质积累与分配,从而导致水稻产量和品质降低。光不仅为植物光合作用提供能量,还是一种信号物质,植物通过光受体感受光环境包括光质、光强和光向等的变化来调控自身形态建成。遮阴同样能导致弱光。遮阴后,植物光敏色素感受到环境中红光和远红光比例的变化,从而引起株高增加、节间伸长、分枝减少和加速开花等一系列反应,这些称为避阴反应。本文探讨了在弱光对作物生长发育影响的研究中使用不同遮阴材质对光质的影响。目前水稻避阴反应研究较少,本文讨论了水稻光敏色素基因及拟南芥中鉴定的与光信号相关的转录因子可能在水稻生产中的应用。对水稻在生育期内遇弱光环境时提出了相应的防治对策,并分析了当前研究中存在的问题和不足,指出了今后进一步研究的方向。

关键词 水稻 弱光 生长发育 避阴反应 研究进展

中图分类号: S511.037 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2013)11-1307-11

Research progress on the impacts of low light intensity on rice growth and development

DU Yan-Xiu, JI Xin, ZHANG Jing, LI Jun-Zhou, SUN Hong-Zheng, ZHAO Quan-Zhi

(College of Agronomy, Henan Agricultural University; Key Laboratory of Physiology, Ecology and Genetic Development of Food Crops in Henan Province; Key Laboratory of Crop Physiology Ecology and Cultivation in Huang-Huai-Hai Plain, Ministry of Agriculture, Zhengzhou 450002, China)

Abstract Light is an important environmental factor for healthy growth and development of plants. Global warming has increased the occurrence of overcast, rainy and low light intensity. Light stress has been known to adversely affect shade tolerance, healthy growth and development of rice. This paper reviewed research progress on the impact of low light stress on photosynthesis, vegetative growth, yield and quality of rice. Several studies noted that low light stress affected every aspect of vegetative growth (plant height, tiller number, root growth, stoma regulation and chlorophyll development), photosynthesis, dry matter accumulation and partition, and yield and quality of rice. Light not only provided energy for photosynthesis but was also a signal for photomorphogenesis. Plant light receptors sensed changes in ambient light signal (including light quantity/fluorescence, quality/wavelength, direction and duration) which correspondingly regulated photomorphogenesis. Shades induced low light stress in crops. Plant phytochromes detected changes of red/far-red light ratio under shade conditions, leading to a series of changes in morphological traits. These so called shade-avoidance syndrome included accelerated elongation of hypocotyls, internodes and petioles, upward leaf movement (hyponasty), and accelerated flowering and apical dominance. However, shade tolerance lacked classical shade-avoidance syndrome. It also increased specific leaf area, photosystem (PSII : PSI) ratio, reduced chlorophyll a/b ratio and increased physical defense. There was less research on shade-avoidance syndrome and shade tolerance of rice. The review

* 河南省玉米水稻减灾稳产增产关键技术与示范项目(091100910100)资助

** 通讯作者: 赵全志(1968—), 男, 博士, 教授, 主要从事水稻生理生态与栽培工作。E-mail: qzhaoh@126.com

杜彦修(1976—), 男, 博士, 讲师, 主要从事水稻遗传育种工作。E-mail: duyanxiu@gmail.com

收稿日期: 2013-03-13 接受日期: 2013-07-03

further discussed how different shade materials affected light quality (wavelength), and how shade-avoidance syndrome was reduced by using rice phytochrome genes and light signal-related transcription factor genes identified in *Arabidopsis thaliana*. Countermeasures were then suggested to relieve low light stress during rice growth. The problems and prospects of future research in this field were also discussed.

Key words Rice, Low light, Growth and development, Shade-avoidance syndrome, Research progress

(Received Mar. 13, 2013; accepted Jul. 3, 2013)

水稻是我国主要的粮食作物,在我国粮食安全中占有极其重要的地位,是国家粮食安全的基石。近年来极端灾害性天气频繁发生,而在水稻生育期内多出现阴雨寡照天气,其以长期阴雨、气温偏低、湿度偏大和日照偏少为基本特征。据统计,2009年9月河南出现了长达半个月之久的持续阴雨天气,造成全区9月降水日数和连阴雨日数比常年同期增多^[1];2010年9月上中旬,华北和黄淮大部出现了阶段性低温、阴雨寡照天气;2011年9月4—20日,河南省大部分地区出现连阴雨天气,全省平均降水量158.7 mm,较常年同期偏多2.4倍,9月平均日照时数81.4 h,较常年同期偏少91.2 h,均为1961年以来同期最少值。频繁发生的阴雨寡照对农业生产和粮食产量造成了严重影响。目前,有关弱光对蔬菜及园艺作物的影响已经有了较为系统的研究^[2-3],但对水稻生长的影响研究还不深入。本文将将国内外有关弱光对水稻生长发育、避阴反应、光合作用特性以及产量和品质影响的研究进行了综述。

1 弱光对水稻营养生长的影响

1.1 弱光对水稻株高和分蘖的影响

水稻属于喜阳作物,对光照条件要求较高。多数研究认为遮阴后水稻株高增加^[4-5],这有利于水稻截获更多的光能,以适应弱光逆境。杨东等^[6]通过研究超级稻认为,水稻移栽期遮阴处理14 d株高明显增加,但生长到成熟期时,株高差异不显著;而拔节期遮阴处理14 d水稻株高增加幅度不大,但成熟期水稻株高比对照降低10.64%,这表明拔节期光照不足抑制茎节伸长,从而使株高下降。秧田期进行遮阴处理可极显著降低水稻分蘖数,且随遮阴程度增大分蘖数降幅也越大^[7]。插秧至孕穗期遮阴可使水稻分蘖数明显降低^[8],而始穗期之后遮阴对水稻分蘖数无显著影响^[6]。

1.2 弱光对水稻根系的影响

植物根系是水分和养分吸收的主要器官,亦是多种激素、有机酸和氨基酸合成的重要场所,其形态和生理特性与地上部的生长发育有密切联系^[9]。杨东等^[10]在55%遮阴条件下研究不同品种水稻幼苗对弱光胁迫的响应发现,多数品种的根长、叶龄、根体积和根干重有不同程度的下降,少数品种的根

长、叶龄、根体积和根干重增加,这应与不同品种水稻的耐阴程度不同有关。对耐阴品种“冈优906”研究发现,抽穗前遮阴处理,随遮阴程度加重其根系体积、总吸收面积和活跃吸收面积均有所降低,根系生长受到抑制;始穗后轻度遮阴处理,其根系体积、总吸收面积、活跃吸收面积和根冠比增加,根系生长得以促进,衰老延迟;始穗后重度遮阴则不利于其根系正常生长,根系体积、总吸收面积、活跃吸收面积降低^[11]。而对弱光条件下根际土壤的研究表明,花前光照亏缺降低了稻田根际微生物生物量和土壤酶活性,改变了根际微生物群落结构,破坏了稻株生长的根际微生态环境^[12]。目前,弱光对水稻生长影响的研究多集中在地上部,而对水稻根系生长及根际土壤环境的影响报道较少,因此这也是今后应关注的研究方向之一。

1.3 弱光对水稻叶片生长和生理特性的影响

稻叶是水稻最主要的光合作用器官。据松岛省三^[13]测定,叶片的光合产量占全株总光合产量的86.9%,叶鞘占9.4%,穗部光合作用产生的碳水化合物与其呼吸作用消耗的相当。在弱光逆境下水稻叶片长度和宽度增加^[14],叶片厚度变薄^[15]。蔡昆争和骆世明^[16]认为,插秧至幼穗分化1期遮阴处理的叶面积指数在整个生育时期都显著低于中后期遮阴处理,幼穗分化1期至5期遮阴后叶面积指数比对照上升,而其他生育时期遮阴处理对叶面积指数影响不大。插秧至孕穗期对水稻进行遮阴处理可明显提高水稻剑叶面积^[8],遮阴后,光照强度减弱且以散射光为主,水稻叶面积的增加有利于其截获更多的光能,以适应弱光逆境。任万军等^[14]研究表明,不同强度弱光胁迫使始穗后水稻叶面积指数随时间推移持续下降,且品种间存在差异,而比叶面积(SLA)的变化趋势与叶面积指数的变化趋势较为一致。杨东等^[17]指出,在整个生育时期中,不同遮阴处理的叶面积指数均呈先增后减的生长趋势。

遮阴处理后水稻上三叶的气孔密度和剑叶气孔长宽明显变小,而倒二叶和倒三叶的气孔长宽则无明显变化。弱光下气孔密度的减少,主要是叶面积增大,气孔间距离增大及气孔行数减少共同作用的结果^[18]。弱光不仅影响水稻叶面积和气孔密度及长度的形成,而且由于不同发育阶段的叶位所接受弱

光的时间不同, 其影响程度也有所差异: 当剑叶和倒二叶处于叶原基阶段进行遮阴处理, 整个叶片的分生分化和伸长过程都受到弱光的影响, 其气孔密度和长度均减小; 此时倒三叶正处于分化阶段, 主要是影响气孔长度的形成; 对于已经分化并正在进行伸长阶段的倒四叶, 气孔密度受影响不明显, 但是长度仍有所减小^[19]。这些研究多对一个品种在不同生育时期受弱光的影响进行比较, 但由于不同基因型间水稻耐阴程度差异较大, 因此对不同基因型水稻叶片受弱光影响的研究应进一步深入。

叶绿素主要包括叶绿素 a (Chlorophyll a, Chl a) 和叶绿素 b (Chlorophyll b, Chl b)。研究表明, 弱光胁迫下不同基因型水稻幼苗叶绿素含量均升高^[10]。遮阴处理后, 单位叶重的 Chl a、Chl b 及总叶绿素含量均明显增加, Chl a/b 值随光强减弱而降低^[14]。弱光下叶绿素含量上升可能是由于叶绿体内基粒变大, 基粒片层垛叠程度变高所致^[20]。Chl a/b 值降低可提高植株弱光下对光量子的捕获效率, 这是植物对弱光适应性的表现^[21]。目前的研究结果多表明弱光能使水稻叶片的叶绿素含量上升, 但也有研究指出弱光下叶绿素含量降低。刘博等^[22]研究发现灌浆结实期水稻上三叶的叶绿素含量下降幅度随光照的减弱而增大, 其中倒三叶的叶绿素含量下降幅度最大。弱光逆境下叶绿素含量的变化与水稻基因型有关, 李霞等^[23]研究指出, 耐阴水稻品种经 14 d 遮阴处理后, 其叶绿素含量均比自然光下生长的植株增加, 而弱光敏感的水稻品种叶绿素含量却呈下降趋势。笔者在灌浆期对水稻进行遮阴处理发现弱光敏感品种叶片的叶绿素含量也升高^[24], 因此, 能否将叶绿素值作为一个耐阴指标还有待进一步研究。

2 水稻的避阴反应及耐阴反应

在光合作用过程中光是以能量的方式影响植物的生长发育, 而在光形态建成过程中, 光则是作为一种信号在起作用, 光信号通过光受体激活一系列生理生化代谢过程, 最终导致植物形态结构特征的建成^[25]。当植物处在遮阴环境中, 光受体会感受到环境中红光和远红光比例的变化, 从而引起植株的株高增加、节间伸长、分枝减少和开花加快等一系列反应, 统称为避阴(shade avoidance)反应^[26]。耐阴(shade tolerance)反应则缺少典型的避阴反应特征, 是植物对遮阴的一个复杂和特定的适应性响应, 包括比叶面积增加、Chl a/b 值降低、PS II/PS I 值升高和自身防御机能的增强等^[27]。

2.1 遮阴对光质的影响

遮阴不仅造成光照强度的降低, 还会影响光谱

组成。Bell 等^[28]曾对建筑物和树木遮阴下的光谱构成做了分析, 认为遮阴会造成蓝光比例升高, 红光比例降低, 且随遮阴程度加重, 这种光质的不平衡改变会更加明显。Bell 等^[28]分析认为蓝光波长较短, 很容易被散射, 而红光主要来源于直射, 遮阴后挡住了直射光源, 使散射的蓝光大量聚集到遮阴处。有报道认为在弱光研究中常使用的遮阴网会影响光质, 尤其是红光和远红光的比例^[29]。Sasidharan 等^[30]证明绿色遮阴棚不仅使红光/远红光比值降低, 还减少蓝光的比例。Guenni 等^[31]研究表明, 遮阴网会使散射光少量增加, 蓝光比例升高。而黄正来等^[32]用无色透明塑料网纱罩模拟阴天处理发现, 群体吸收光谱中蓝光和红光的辐射能及其与总辐射能的比值均降低。但也有报道认为遮阴材料不能改变光谱组成, 仅使光照强度降低^[33]。Yamazaki^[34]认为虽然黑色遮阴网不会改变红光和远红光的比例, 但在很多遮阴试验中是可以模拟自然界树木遮荫的。目前对于阴雨寡照天气与晴天相比光谱组成的变化报道不多。李林等^[35]研究发现, 阴天导致水稻群体吸收蓝光和红光两个波段辐射能大幅度减少, 其用无色透明塑料网纱模拟阴天与自然阴天相比光谱辐射能变化特征非常接近, 基本符合自然阴天的弱光对水稻植株的危害状况。目前, 遮阴和弱光试验多采用遮阴网进行处理, 如何选择遮阴程度以及选择何种材质和颜色的遮阴网才能更好地模拟自然条件下的阴雨寡照天气仍有待进一步探讨。

2.2 水稻的避阴反应及应用

对于模式植物拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh] 的遗传分析表明, 光敏色素 phyB 在调节植物避阴反应中发挥重要作用, 其可感受遮阴后红光和远红光比例的变化, 并与光敏色素互作因子 PIFs 相互作用, 激活生长素合成基因, 从而促进茎秆的伸长^[36], 而另外的光敏色素 phyA 与 phyB 相拮抗^[37]。在水稻中仅存在 *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC* 3 种光敏色素基因^[38]。近年来, 已经运用生物技术的方法尽可能减少高密度种植条件下作物的避阴反应, 以此提高最终产量^[39]。例如: 将拟南芥中 *PHYA* 基因在粳稻中超表达, 水稻株高降低, 籽粒变大, 叶绿素含量升高, 分蘖减少, 结实率降低^[40], 而在籼稻中超表达, 可使其节间和节间直径显著缩短, 每株穗数增加^[41]。另外, 拟南芥的转录因子 *ATHB2* (也称 *HAT4*)、*ATHB4*、*PIL1*、*PAR1* 和 *HFR1* 与避阴反应有关^[42], *ATHB2* 和 *ATHB4* 能编码 HD-Zip 蛋白来调控基因表达对避阴反应产生响应^[43-44], *PIL1* 能使拟南芥发生伸长生长^[45], *PAR1* 在拟南芥避阴反应中起负调控作用^[46], 过量表达 *HFR1* 的拟南芥表现出很

强的抗避阴反应^[47]。以上研究均表明光敏色素基因和光信号途径中的转录因子在避阴反应及增加作物产量中发挥重要作用。目前对于遮阴后光信号转导和避阴反应的转录控制研究多集中在模式植物拟南芥上,而有关水稻的避阴反应转录控制体系尚需做系统深入的研究。运用光敏色素或它们下游靶因子操作技术研究低避阴农作物,已不失成为一种增加作物产量的具有广阔前景的新方法^[48]。

遮阴不仅包括遮阴网遮阴,植株之间叶片也会造成相互遮阴。凌启鸿等^[49]曾按正弦定理推算,即以投影理论分析,当水稻剑叶叶角为 $30^{\circ}\sim 40^{\circ}$ 时,叶片可以遮蔽全田;当上部两片叶角为 $14.5^{\circ}\sim 19.5^{\circ}$ 时,亦遮蔽全田;对于上部三叶,当叶角为 $9.5^{\circ}\sim 12.8^{\circ}$ 时,就可能全田尤其是中下部叶片被遮阴了。合理密植是水稻高产优质栽培的重要策略之一^[50],在高密度种植条件下,避阴反应可能是有利的^[51]。水稻叶片光合速率具有分层特点:上层强光区为高光合速率层,中层中光区为量子效率高区,下层弱光区为低光合速率维持层^[17];提高水稻上层叶片的单叶光合效率,增加透光量,提高下部叶片的截光率,这是在合理密植基础上不断提高水稻产量的有效途径。因此,为防止株间荫蔽,应选择叶姿挺拔的直立叶型水稻品种,直立叶型有利于叶片两面受光^[52]。近年来,玉米增产的主要途径之一就是培育新的耐株间稠密度(诱导了避阴反应)的品种,而不是通过增加单个植株的基础产量^[53]。

2.3 水稻的耐阴反应

与避阴反应不同,耐阴反应目前研究较少。Gommers 等^[27]提出了植物耐阴反应分子调控途径的 3 种假说:光敏色素互作因子 PIFs 参与的调控,植物激素参与的调控及拮抗避阴反应的分子调控。目前,有关水稻的耐阴性研究多侧重于抗/耐弱光水稻品种的筛选^[24,54],而对其分子调控路径的研究较少,因此这也是今后重点研究方向之一,这将有助于我们发现水稻的耐阴相关基因,运用生物技术方法调控水稻的耐阴反应。

3 弱光对水稻光合作用、产量和品质的影响

3.1 弱光对水稻光合作用特性的影响

光是植物生长发育所需的最重要的生态因子之一,是作物产量形成的基础,超过 90%的作物产量由光合作用所提供。弱光能明显影响水稻的光合作用。刘博等^[22]研究发现水稻叶片的气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度随光照强度减弱而减小。朱萍等^[55]研究表明,遮阴处理 15 d,6 个杂交水稻组合剑叶的净光合速率均明显低于对照,且处理时间越长

下降幅度越大;另外,高光效品种明显好于低光效品种^[56]。从产量角度出发,净光合速率与产量相关程度最大,耐弱光强的品种在弱光下变化较小,净光合速率可作为耐弱光品种的筛选指标^[57]。因此,可通过鉴定筛选高光效的种质资源进而选育耐弱光的水稻品种。光合作用包括光反应和暗反应,光反应在水稻叶绿体的片层结构上进行,暗反应则在叶绿体的间质中进行,光反应和暗反应是依次进行的。光反应系统是由光系统 I(Photosystem I, PS I)和光系统 II(Photosystem II, PS II)组成。李霞等^[58]研究表明遮阴条件下耐阴水稻品种“武育梗 3 号”和不耐阴品种“香粳”的 PS II 活性均下降较少,Rubisco 活性与结实率及千粒重等经济性状呈正相关关系,不耐阴品种的下降较大,因此可将 Rubisco 活性作为耐阴指标。遮阴可使水稻叶片潜在的最大电子传递速率显著下降,叶绿体电子传递能力减弱,这可能是遮阴导致叶片光能力下降的一个重要原因^[15]。

3.2 弱光对水稻干物质生产、分配和转运的影响

水稻产量形成的过程实质是干物质生产、分配和转运的过程。超高产水稻干物质生产优势在中期和后期,产量随中期和后期干物质净积累量的增加而提高^[59]。秦建权等^[60]对不同类型的水稻品种研究认为,齐穗后遮阴导致超级杂交稻干物质生产积累量锐减,其干物质日生产量下降 92.8%,显著高于普通杂交稻和常规稻。任万军等^[61]在水稻始穗期进行遮阴处理后,水稻干物质生产和积累的速度随光强降低而减慢,穗后累积的干物质质量大幅度减少,干物质分配到穗中的比例降低,分配到茎鞘、叶中的比例增加。这表明弱光下水稻抽穗后生产的干物质主要用于维持叶片和茎鞘的生长,分配到籽粒的比例大幅度降低,这可能是水稻为了维持正常生长自身调节的结果^[56]。抽穗期重度弱光胁迫能导致茎鞘物质输出率和转运率显著下降,而轻中度弱光胁迫对水稻茎鞘物质输出率和转运率的影响不显著^[62]。杨东等^[17]研究发现水稻花前光照亏缺使干物质积累、运转率和对籽粒贡献率均受到抑制,且随光照亏缺强度增加受抑制程度加大。可见不同时期遮阴对水稻干物质积累与分配均有显著影响。

3.3 弱光对水稻产量的影响

水稻产量是由单位面积上的穗数、每穗粒数(每穗颖花数)、成粒率和粒重 4 个基本因素构成^[63]。超高产水稻约 90%的籽粒产量来自抽穗后的光合作用产物,因此抽穗至成熟期的气候条件,特别是光照和昼夜温差,对于产量形成至关重要^[64]。拔节孕穗期弱光主要减弱水稻的穗分化程度,但籽粒充实度和结实率有所增加^[65]。Janardhan 等^[66]对弱光条件下

水稻生长发育和产量变化的研究表明, 产量降低的主要原因是有效穗数和干物质的减少; Chaturvedi 等^[67]也认为遮阴使分蘖数和有效穗数降低, 籽粒充实度和千粒重下降, 最终导致产量降低。水稻在抽穗后光照强度降至对照的 80% 时, 单株产量、生物产量、粒重、结实率和成熟后的谷草比都没有显著变化; 但当光照强度降至对照的 60% 时, 上述指标显著降低; 当光照强度降至对照的 20% 时, 植株几乎停止生长^[23]。任万军等^[68]研究指出始穗后 49% 遮阴及 69% 遮阴下, 籽粒空粒率升高, 籽粒最终生长量、灌浆速率、灌浆相对起始势降低, 遮阴对弱势粒灌浆影响更大。朱萍等^[55]在水稻始穗期对水稻进行 15 d 的遮阴处理, 发现结实率和实粒数是影响产量的主要因素, 而千粒重和每穗粒数受弱光影响较小; 而蔡昆争和骆世明^[16]的研究表明, 灌浆期遮阴明显降低结实率和千粒重。这表明遮阴在始穗期主要影响水稻花的育性, 影响花粉和受精的质量, 从而导致水稻结实率降低; 在灌浆期遮阴主要影响水稻叶片的光合作用^[58], 使同化物产量降低, 从而使水稻千粒重明显下降^[69]。乳熟期过后遮阴对籽粒充实的影响已经不大^[70]。笔者对 26 个水稻品种灌浆期遮阴的研究显示, 正常生长条件下结实率高的品种, 遮阴后结实率不一定高, 遮阴后结实率高低性状可能受遗传因素控制; 26 个品种遮阴后的千粒重大小顺序与正常生长的千粒重顺序并不一致, 可能存在遮阴条件下表现较好的遗传因子^[24]。

3.4 弱光对水稻品质的影响

稻米品质主要包括碾磨品质(加工品质)、外观品质、蒸煮食味品质和营养品质 4 个方面, 其既与品种特性有关, 又受气候因素、土壤条件、栽培技术和加工方法等影响, 其中光照强度是影响水稻品质的重要环境因子^[71]。大量研究认为弱光对粒型(粒长、粒宽、长宽比和粒厚等)没有显著影响^[72-73], 说明粒型主要受遗传因素控制, 环境条件对其影响不大。插秧至幼穗分化期对水稻进行遮阴处理, 糙米率会有所降低但未达到显著水平, 精米率和垩白率极显著下降, 整精米率显著升高, 直链淀粉含量极显著升高^[73]; 如果始穗后遮阴处理, 糙米率、精米率、透明度、胶稠度显著降低, 垩白米率、垩白度显著升高, 直链淀粉含量显著降低、蛋白质含量极显著升高^[68]。袁继超等^[74]也认为弱光可显著提高垩白粒率, 特别是强势粒的整精米率。由此来看, 遮阴对水稻整精米率和垩白米率的研究结果并不一致; 有研究分析认为前期遮阴提高了水稻“源”器官供给同化物的能力^[73], 且使水稻颖壳体积变小, 限制了籽粒生长^[75], “源”器官供应力强, “库”器官总体接受

力弱, 因此籽粒都获得了良好的充实, 降低了垩白的发生^[73], 籽粒容重增加提高了整精米率^[76]。殷正华^[72]的研究表明, 无论是灌浆结实期的前期还是后期, 连续遮阴都能显著降低整精米率, 而且随着遮光时间延长, 下降幅度越多, 但缩短日照长度提高了整精米率; 可能是使用遮阴网后棚内空气流动停滞, CO₂ 浓度较高, 降低了呼吸消耗所致, 具体原因还有待进一步研究。弱光下水稻籽粒中蔗糖合成酶活性下降, 转化酶活性提高, 使蔗糖含量减少^[77], 遮阴还可极显著地提高籽粒蛋白质含量^[78], 籽粒中蛋白质含量的提高, 虽然提高了稻米的营养品质, 但降低了米饭的食味品质^[79]。因此遮阴后水稻的食味品质下降^[80], 笔者的一些前期研究工作也证明了这一点(未发表)。

4 阴雨寡照和弱光环境对水稻影响的防御措施

阴雨寡照天气作为一种近年来频繁发生的自然灾害很难被准确地预测和预报, 其发生时间、地点和持续天数也不可能人为控制, 因此在多阴雨寡照和弱光地区采取适当防御措施是十分必要的, 对实现水稻高产稳产也有重要意义。现简述几种在实际生产中常用或可行性较高的应对措施。

4.1 选择耐阴性品种

水稻生长环境具有多样性, 因而不同品种间耐阴性存在显著差异^[81]。耐阴性水稻品种(组合)对阴雨和弱光环境有较强的适应能力, 在相同栽培条件下要比不耐阴品种有更高的生产潜力。一般认为, 植物的光饱和点和光补偿点反映了植物对光照条件的要求, 是判断植物耐阴性的一个重要指标, 光补偿点和饱和点均较低的植物是典型的耐阴植物^[82]。也有报道认为 Chl a/b 值是衡量植物耐阴性的一个重要指标, Chl a/b 值越小, 表明植物耐阴性越强^[83]。严建民等^[84]通过对几个重穗型杂交稻研究认为, 耐阴的杂交稻在遮阴条件下光合生产力强、光合恢复能力大、生物和经济产量降低少, 而不耐阴的水稻在生长后期如遇连续阴雨则会大大降低光合能力, 产量潜力得不到充分发挥。陈以峰^[54]依据水稻苗期黑暗条件下保绿能力建立快速有效地筛选耐阴种质技术; 谢戎等^[85]则进一步根据 2 300 份各类水稻种质的保绿程度(y)与保绿面积(x)的相关性分析, 建立了回归方程 $y = -0.0173 + 0.7639x$ 来预测保绿程度, 根据水稻幼苗在黑暗下的保绿能力鉴定其耐阴性。另一种常用鉴定方法为“焦德茂法”, 即将水稻置于 1/5 光强下生长 14 d, 而后割取地上部烘干称重, 以自然光强下干重为 100%, 以遮阴 14 d 干重/自然光强下干重×

100%为耐阴指数,并以遮阴条件下干物重超过自然光强下干物重的 50%者鉴定为耐阴品种^[86]。也有报道认为可将弱光下水稻地上部干重相对指数作为鉴定水稻耐弱光性的可靠指标,弱光下的根干重和根长相对指数可作为耐弱光性鉴定的重要辅助指标^[10];而笔者进行的水稻灌浆期遮阴试验是将水稻的结实率和千粒重作为筛选指标的^[24]。另外,根据笔者的前期研究结果,长时间阴雨天气会使温度尤其是夜间气温有较大幅度降低,因此在品种的选择上还应注意其抗冷性。由于乳熟期后遮阴对水稻籽粒充实的影响已不明显^[70],所以也可选择早熟品种,以避免抽穗灌浆期的阴雨天气。鉴于试验材料及方法的不同,各报道所得出的结论也不尽相同,还需进一步深入研究水稻的耐阴特性。以期建立一套简单有效地鉴定水稻耐阴性的指标体系,鉴定和筛选耐阴性材料,筛选培育耐阴的水稻品种(组合),选育具有广幅光强生理适应性的新品种,这也是今后水稻高产育种的方向之一。

4.2 采取有效的栽培耕作措施

阴雨寡照天气和弱光环境会对水稻生长产生影响,当这种自然灾害发生时应及时采取行之有效的栽培耕作措施,以挽回或减少损失。首先,在多阴雨寡照地区,应在做好当地水稻生育期间多年日照分布规律统计的基础上,分析水稻开花结实期的气候条件,做好当年当季的气候预报,计算水稻的安全抽穗期,适期播栽,使水稻的抽穗结实期能避过阴雨天气^[65]。其次,结合水稻品种的株型特征和群体的发展状况,确定合理的栽插密度,对群体进行适时水肥调控,从而减少弱光对水稻生长的不良影响^[16],在光照不足的地区,前期应保证肥力充足,以促进干物质积累,后期适当控制,防止植株营养过剩造成倒伏,充分调动其前期积累的干物质向籽粒转运^[87]。弱光可使水稻的生育期延迟^[88],因此阴雨寡照天气后可适当延长水稻的收获期,有利于延长灌浆时间,提高粒重,减少产量损失。最后,还要注意监测水稻的病虫害。阴雨天气后,水稻病虫害尤其是稻瘟病和稻曲病容易大面积发生,要做好监测和防治工作。

4.3 喷施植物生长调节剂

当前水稻生产中,植物生长调节剂已得到了广泛应用。较早研究阴害的张更生和李林^[89]认为调节剂“83008”、丰收素和抗逆剂可有效增多受害稻株的干物质积累,促进受害植株分蘖,增加有效穗数,喷施“83008”的水稻平均增产 10.3%,喷施丰收素的水稻平均增产 9.6%,喷施抗逆剂的水稻平均增产 13.9%。喷施“稻丰 1 号”可改善受害水稻群体的吸

光能力,促进水稻植株的光合与同化作用,缩小了减产率^[90]。喷施 6-苄氨基嘌呤(6-BA)可减少秋风阴雨对水稻开花、授粉、灌浆的影响,提高结实率和千粒重^[91]。喷施“高美施 UA-102”(活性)营养素能促进水稻根系发育及叶片的光合作用,增强抗逆性,使受害处理稻株的各个与产量相关的指标都得到改善^[92]。在水稻分蘖期和灌浆期受害后追施过磷酸钙,喷施磷酸二氢钾可减少产量的损失^[93]。而熊杰等^[94]认为通过植物生长调节物质处理来缓解弱光造成的水稻减产作用效果十分有限,其通过对 6 种植物生长调节剂(赤霉素、多效唑、粒粒饱、硕丰 481、丰收多和福美特)的研究发现虽然可增加遮阴后水稻产量,但作用并不显著,即使是恢复效果最好的处理(喷施 2 次多效唑)所获得的产量也不足正常光照条件下产量的 35%。综合来看,目前关于植物生长调节剂对弱光下水稻生长的影响报道还不是很多,市售常用植物生长调节剂对遭受阴雨寡照天气条件下水稻的调节效果还需做系统深入地比较。在防灾减灾过程中,喷施植物生长调节剂可作为一种辅助措施在生产当中进行运用。

5 问题与展望

通过以上综述我们发现,有关弱光对水稻生长的影响,很多报道的结论是不同的,这与不同研究者所选用的试验材料、所设定的遮光强度、遮阴时期、遮阴天数以及当地的生态环境有很大关系。遮阴不仅导致光强改变,还会导致光质、空气湿度、CO₂ 浓度和土壤温度等生态环境因子的改变^[95]。阴雨天气时不仅光强发生改变,而且湿度和温度等也会变化;由于影响因子较多,所以很难精确控制。当前,研究弱光对水稻生长的影响多以近年来频繁发生的阴雨寡照这一自然灾害作为研究背景,研究者基本上都采用遮阴网进行遮阴处理,使用遮阴网进行遮阴来模拟阴雨寡照天气与真实的自然环境还存在一定差距,所得试验结果是否能够准确反映生产实践当中遇到的问题还有待进一步验证。因此,试验采用怎样的试验方法、试验材料以及鉴定方法等显得尤为重要。这些问题都还需进行系统深入地研究。

目前,关于弱光对水稻生长的影响多集中在生理生态方面,如叶绿素含量、结实率和千粒重等,而对内源激素含量和矿质元素吸收的影响研究还较少,对分子机制研究则更少。水稻的耐阴性是可以遗传的^[96],笔者的试验也证实可能存在弱光条件下表现较好的遗传因子^[24],因此发掘水稻的耐阴基因并在分子水平上进行调控是切实可行的。尽管激活避阴

反应对大多数作物来说是不利的^[97], 但用转录因子来限制植物的避阴反应可以使其在株型上发生有利改变^[98]。目前, 弱光胁迫后水稻的响应机制和复杂的调控网络还未得到详细阐明, 从长远来看, 详细研究其分子机理不仅有助于我们了解水稻内在的调控网络, 还有助于我们对其进行更加精细的调节并改良水稻品种^[99], 为水稻高产优质栽培提供理论依据和实践基础。

参考文献

- [1] 孔海江, 吴胜安, 王蕊, 等. 2009 年秋季河南一次连阴雨天气成因分析[J]. 气象与环境学报, 2011, 27(2): 39–44
Kong H J, Wu S A, Wang R, et al. Study on forming reasons of a continuous autumn rain event in 2009 in Henan Province[J]. Journal of Meteorology and Environment, 2011, 27(2): 39–44
- [2] 孙常刚, 张世伟, 周海燕. 弱光对番茄幼苗 PS II 热失活的影响[J]. 山东农业科学, 2012, 44(2): 35–38
Sun C G, Zhang S W, Zhou H Y. Effects of low light on heat-induced inactivation of PS II in tomato seedlings[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2012, 44(2): 35–38
- [3] 刘慧民, 马艳丽, 王柏臣, 等. 两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性[J]. 生态学报, 2012, 32(23): 7519–7531
Liu H M, Ma Y L, Wang B C, et al. Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L.[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(23): 7519–7531
- [4] Thangaraj M, Sivasubramanian V. Effect of low light intensity on growth and productivity of irrigated rice (*Oryza sativa* L.) grown in Cauvery delta region[J]. Madras Agricultural Journal, 1990, 77(5/6): 220–224
- [5] 耿立清. 北方粳稻粒重形成机理及其对环境条件的响应[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2009
Geng L Q. Study on mechanism of grain weight formation and the effect of environmental conditions on grain weight in two northern japonica[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2009
- [6] 杨东, 段留生, 谢华安, 等. 不同生育期弱光对超级稻 II 优航 2 号产量及品质的影响[J]. 福建农业学报, 2013, 28(2): 107–112
Yang D, Duan L S, Xie H A, et al. Effect of light deficiency during different growth stages on grain yield and quality of super-hybrid rice, II. Youhang 2[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2013, 28(2): 107–112
- [7] 杨世民. 杂交水稻对生态环境和弱光胁迫的适应性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011
Yang S M. Study on the adaptability of ecological environment and low light stress of hybrid rice[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2011
- [8] 刘奇华, 周学标, 杨连群, 等. 生育前期遮光对水稻灌浆期剑叶生理特性及籽粒生长的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2135–2141
Liu Q H, Zhou X B, Yang L Q, et al. Effects of early growth stage shading on rice flag leaf physiological characters and grain growth at grain-filling stage[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(9): 2135–2141
- [9] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. 中国农业科学, 2011, 44(1): 36–46
Yang J C. Relationships of rice root morphology and physiology with the formation of grain yield and quality and the nutrient absorption and utilization[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(1): 36–46
- [10] 杨东, 段留生, 谢华安, 等. 水稻幼苗生长对弱光胁迫的响应及相关分析[J]. 中国农学通报, 2011, 27(5): 70–79
Yang D, Duan L S, Xie H A, et al. The response and correlation analysis of rice seedlings growth to low-light stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(5): 70–79
- [11] 王丽, 邓飞, 郑军, 等. 水稻根系生长对弱光胁迫的响应[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2012, 38(6): 700–708
Wang L, Deng F, Zheng J, et al. Response of root system growth to low-light stress in indica rice[J]. Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Sciences, 2012, 38(6): 700–708
- [12] 杨东, 段留生, 谢华安, 等. 花前光照亏缺对水稻根际土壤微生物生态效应的影响[J]. 科技导报, 2011, 29(7): 26–30
Yang D, Duan L S, Xie H A, et al. Ecological effect of pre-flowering light deficit on the rhizosphere soil microbes of rice[J]. Science & Technology Review, 2011, 29(7): 26–30
- [13] 松岛省三. 水稻栽培新技术[M]. 肖连成, 译. 长春: 吉林人民出版社, 1978
Matsushima S. Technology for improving rice cultivation[M]. Xiao L C, Translation, Changchun: Jilin People's Publishing House, 1978
- [14] 任万军, 杨文钰, 徐精文, 等. 始穗后弱光对不同基因型水稻叶片特性的影响[J]. 四川农业大学学报, 2002, 20(3): 205–208
Ren W J, Yang W Y, Xu J W, et al. Impact of low-light stress on leaves characteristics of rice after heading[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2002, 20(3): 205–208
- [15] 戈长水, 应武, 陈惠哲, 等. 遮荫对 2 个水稻品种叶片生理生态学特征的影响[J]. 浙江农业科学, 2012(7): 927–931, 935
Ge C S, Ying W, Chen H Z, et al. Effects of physiological ecology traits on leaves in two rice varieties by shading[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2012(7): 927–931, 935
- [16] 蔡昆争, 骆世明. 不同生育期遮光对水稻生长发育和产量形成的影响[J]. 应用生态学报, 1999, 10(2): 193–196
Cai K Z, Luo S M. Effect of shading on growth, development and yield formation of rice[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(2): 193–196
- [17] 杨东, 段留生, 谢华安, 等. 花前光照亏缺对水稻物质积累及生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(2): 347–352
Yang D, Duan L S, Xie H A, et al. Effect of pre-flowering light deficiency on biomass accumulation and physiological characteristics of rice[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(2): 347–352
- [18] 孟雷, 陈温福, 李磊鑫, 等. 减弱光照强度对水稻叶片气孔性状的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2002, 33(2): 87–89
Meng L, Chen W F, Li L X, et al. Influence of low light on

- stomatal characters in rice leaves[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2002, 33(2): 87–89
- [19] 张大鹏. 水稻叶片气孔的研究 II. 不同生态条件下的气孔动态[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 1989, 18(3): 302–307
- Zhang D P. Studies of stomata on the rice plant leaf blade. Dynamic morphogenesis of stomata under varied ecological conditions[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition, 1989, 18(3): 302–307
- [20] Atanasova L, Stefanov D, Yordanov I, et al. Comparative characteristics of growth and photosynthesis of sun and shade leaves from normal and pendulum walnut (*Juglans regia* L.) trees[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 289–292
- [21] Baig M J, Anand A, Mandal P K, et al. Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and proteins in tropical grasses and legumes[J]. Photosynthetica, 2005, 43(1): 47–53
- [22] 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, 14(5): 36–40
- Liu B, Han Y, Xie W X, et al. Influence of low light on rice yield, physiology and grain quality in grain filling stage[J]. China Rice, 2008, 14(5): 36–40
- [23] 李霞, 刘友良, 焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 145–153
- Li X, Liu Y L, Jiao D M. The relationship between diurnal variation of fluorescence parameters and characteristics of adaptation to light intensity in leaves of different rice varieties with high yield (*Oryza sativa* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(2): 145–153
- [24] 杜彦修, 徐国强, 季新, 等. 扬花灌浆期抗耐弱光水稻品种评价及筛选[J]. 中国稻米, 2012, 18(6): 35–39
- Du Y X, Xu G Q, Ji X, et al. Identification and screening of low light tolerant rice during blooming and grain filling stage[J]. China Rice, 2012, 18(6): 35–39
- [25] Briggs W R, Olney M A. Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome[J]. Plant Physiology, 2001, 125(1): 85–88
- [26] Casal J J. Shade avoidance[J]. The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists, 2012, 10: e0157
- [27] Gommers C M M, Visser E J W, Onge K R St, et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option[J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(2): 65–71
- [28] Bell G E, Danneberger T K, McMahon M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade[J]. Crop science, 2000, 40(1): 189–195
- [29] Chang X M, Alderson P G, Wright C J. Solar irradiance level alters the growth of basil (*Ocimum basilicum* L.) and its content of volatile oils[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1/3): 216–223
- [30] Sasidharan R, Chinnappa C C, Voesenek L A C J, et al. The regulation of cell wall extensibility during shade avoidance: a study using two contrasting ecotypes of *Stellaria longipes*[J]. Plant physiology, 2008, 148(3): 1557–1569
- [31] Guenni O, Seiter S, Figueroa R. Growth responses of three *Brachiaria* species to light intensity and nitrogen supply[J]. Tropical Grasslands, 2008, 42(2): 75–87
- [32] 黄正来, 韦朝领, 刘敏华, 等. 水稻抽穗灌浆期模拟阴天的光质环境分析及其对产量形成的影响[J]. 安徽农业大学学报: 自然科学版, 1999, 26(4): 403–409
- Huang Z L, Wei C L, Liu M H, et al. Analysis on light quality environment under simulated-cloudy condition and its effect on rice yield formation during rice heading-filling period[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 1999, 26(4): 403–409
- [33] McDaniel S, Ostertag R. Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests[J]. Applied Vegetation Science, 2010, 13(3): 280–290
- [34] Yamazaki J Y. Is light quality involved in the regulation of the photosynthetic apparatus in attached rice leaves?[J]. Photosynthesis Research, 2010, 105(1): 63–71
- [35] 李林, 张更生, 姚永康. 水稻开花灌浆期间阴害形成的光谱辐射能特征初步研究[J]. 中国水稻科学, 1994, 8(2): 91–96
- Li L, Zhang G S, Yao Y K. Preliminary studies on characteristics of the radiant spectrum causing the formation of insufficient illumination impairment during rice flowering-fling period[J]. Chinese Journal of Rice Science, 1994, 8(2): 91–96
- [36] Casal J J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64(1): 403–427
- [37] Devlin P F, Yanovsky M J, Kay S A. A genomic analysis of the shade avoidance response in Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2003, 133(4): 1617–1629
- [38] 赵晓玲. 植物中与光敏色素相互作用的因子 PIFs[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(6): 531–536
- Zhao X L. Phytochrome interacting factors (PIFs) in plant[J]. Plant Physiology Communications, 2009, 45(6): 531–536
- [39] Casal J J. Canopy light signals and crop yield in sickness and in health[J]. ISRN Agronomy, 2013, 2013: 1–16
- [40] Kong S, Lee D S, Kwak S N, et al. Characterization of sunlight-grown transgenic rice plants expressing *Arabidopsis* phytochrome A[J]. Molecular Breeding, 2004, 14(1): 35–46
- [41] Garg A K, Sawers R J, Wang H Y, et al. Light-regulated overexpression of an *Arabidopsis* phytochrome a gene in rice alters plant architecture and increases grain yield[J]. Planta, 2006, 223(4): 627–636
- [42] Jiao Y L, Lau O S, Deng X W. Light-regulated transcriptional networks in higher plants[J]. Nature Reviews Genetics, 2007, 8(3): 217–230
- [43] Steindler C, Matteucci A, Sessa G, et al. Shade avoidance responses are mediated by the ATHB-2 HD-zip protein, a negative regulator of gene expression[J]. Development, 1999, 126(19): 4235–4245
- [44] Sorin C, Salla-Martret M, Bou-Torrent J, et al. ATHB4, a regulator of shade avoidance, modulates hormone response in Arabidopsis seedlings[J]. The Plant Journal, 2009, 59(2): 266–277
- [45] Franklin K A, Whitelam G C. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants[J]. Annals of Botany, 2005, 96(2): 169–175
- [46] Bou-Torrent J, Roig-Villanova I, Galstyan A, et al. PAR1 and PAR2 integrate shade and hormone transcriptional net-

- works[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2008, 3(7): 453–454
- [47] Yang J P, Lin R C, Sullivan J, et al. Light regulates COP1-mediated degradation of HFR1, a transcription factor essential for light signaling in Arabidopsis[J]. *The Plant Cell Online*, 2005, 17(3): 804–821
- [48] Sawers R J H, Sheehan M J, Brutnell T P. Cereal phytochromes: targets of selection, targets for manipulation?[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(3): 138–143
- [49] 凌启鸿, 张洪程, 苏祖芳, 等. 稻作新理论: 水稻叶龄模式[M]. 北京: 科学出版社, 1994
- Ling Q H, Zhang H C, Su Z F, et al. New theory of rice culture: leaf age model of rice[M]. Beijing: Science Press, 1994
- [50] 林洪鑫, 肖运萍, 袁展汽, 等. 水稻合理密植及其优质高产机理研究进展[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(9): 1–4
- Lin H X, Xiao Y P, Yuan Z Q, et al. Advance in rational colse planting and its mechanism of superior quality and high yield in rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(9): 1–4
- [51] Ruberti I, Sessa G, Ciolfi A, et al. Plant adaptation to dynamically changing environment: the shade avoidance response[J]. *Biotechnology Advances*, 2012, 30(5): 1047–1058
- [52] 杨守仁, 张龙步, 王进民. 水稻理想株形育种的理论和方法初论[J]. *中国农业科学*, 1984, 17(3): 6–13
- Yang S R, Zhang L B, Wang J M. The theory and method of ideal plant morphology in rice breeding[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1984, 17(3): 6–13
- [53] Taiz L, Zeiger E. 植物生理学[M]. 第 4 版. 宋纯鹏, 王学路, 译. 北京: 科学出版社, 2009: 362–365
- Taiz L, Zeiger E. *Plant physiology*[M]. The 4th edition. Song C P, Wang X L, trans. Beijing: Science Press, 2009: 362–365
- [54] 陈以峰. 耐阴水稻种质资源的快速筛选技术研究[J]. *生态农业研究*, 1997, 5(1): 37–41
- Chen Y F. Establishment of rapid screening techniques for shade-tolerant rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 1997, 5(1): 37–41
- [55] 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
- Zhu P, Yang S M, Ma J, et al. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(11): 2003–2009
- [56] 朱萍. 孕穗期和抽穗开花期弱光胁迫对杂交水稻生理特性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009
- Zhu P. Effects of low light stress on physiological characteristics of hybrid rice at booting stage and flowering stage[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2009
- [57] 席海军, 朱延妹, 冯辉, 等. 番茄弱光耐受性研究进展[J]. *北方园艺*, 2007(2): 39–41
- Xi H J, Zhu Y S, Feng H, et al. Research progress in impacts of low light tolerance of tomato[J]. *Northern Horticulture*, 2007(2): 39–41
- [58] 李霞, 严建民, 季本华, 等. 光氧化和遮荫条件下水稻的光合生理特性的品种差异[J]. *作物学报*, 1999, 25(3): 301–308
- Li X, Yan J M, Ji B H, et al. Varietal difference in photosynthetic characteristics of rice under photooxidation and shading[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(3): 301–308
- [59] 杨惠杰, 李义珍, 杨仁崔, 等. 超高产水稻的干物质生产特性研究[J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(4): 265–270
- Yang H J, Li Y Z, Yang R C, et al. Dry matter production characteristics of super high yielding rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2001, 15(4): 265–270
- [60] 秦建权, 唐启源, 李迪秦, 等. 抽穗后光照强度对超级杂交稻干物质生产及氮素吸收与分配的影响[J]. *四川农业大学学报*, 2010, 28(1): 28–34
- Qin J Q, Tang Q Y, Li D Q, et al. Effects of different light intensity after heading stage on dry matter accumulation and nitrogen uptake and distribution of super hybrid rice[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2010, 28(1): 28–34
- [61] 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
- Ren W J, Yang W Y, Fan G Q, et al. Effect of low light on dry matter accumulation and yield of rice[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2003, 21(4): 292–296
- [62] 孙园园, 孙永健, 陈林, 等. 不同播期和抽穗期弱光胁迫对杂交稻生理性状及产量的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2737–2744
- Sun Y Y, Sun Y J, Chen L, et al. Effects of different sowing dates and low-light stress at heading stage on the physiological characteristics and grain yield of hybrid rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(10): 2737–2744
- [63] 于振文. 作物栽培学各论: 北方本[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 155–157
- Yu Z W. Systematics of crop cultivation science[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 155–157
- [64] 邹应斌. 粳型超级杂交水稻高产栽培研究进展[J]. *耕作与栽培*, 2006(5): 1–5
- Zou Y B. Development of high yielding cultivation researches in indica super hybrid rice[J]. *Culture with Planting*, 2006(5): 1–5
- [65] 邓飞, 王丽, 姚雄, 等. 不同生育阶段遮阴对水稻籽粒充实和产量的影响[J]. *四川农业大学学报*, 2009, 27(3): 265–269
- Deng F, Wang L, Yao X, et al. Effects of different-growing-stage shading on rice grain-filling and yield[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2009, 27(3): 265–269
- [66] Janardhan K V, Murty K S, Dash N B. Effect of low light during ripening period on grain yield and translocation of assimilates in rice varieties[J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 1980, 23(2): 163–168
- [67] Chaturvedi G S, Ingram K T. Growth and yield of lowland rice in response to shade and drainage[J]. *Philippine Journal of Crop Science*, 1989, 14(2): 61–67
- [68] 任万军, 杨文钰, 徐精文, 等. 弱光对水稻籽粒生长及品质的影响[J]. *作物学报*, 2003, 29(5): 785–790
- Ren W J, Yang W Y, Xu J W, et al. Effect of low light on grains growth and quality in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(5): 785–790
- [69] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 164–167
- Xu D Q. Photosynthetic efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 164–167
- [70] 符冠富, 李华, 陶龙兴, 等. 灌浆期遮光对水稻籽粒生长和

- Q 酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2009, 28(3): 438–444
- Fu G F, Li H, Tao L X, et al. Effects of shading at grain-filling stage on the growth and Q enzyme activity of rice grain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(3): 438–444
- [71] 王忠, 顾蕴洁, 陈刚, 等. 稻米的品质和影响因素[J]. 分子植物育种, 2003, 1(2): 231–241
- Wang Z, Gu Y J, Chen G, et al. Rice quality and its affecting factors[J]. Molecular Plant Breeding, 2003, 1(2): 231–241
- [72] 殷正华. 始穗后不同形式的遮光对稻米品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2004
- Yin Z H. The effects of different forms shading on the quality of rice after heading[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2004
- [73] 刘奇华, 李天, 张建军. 生育前期遮光对水稻后期功能叶生长及稻米品质的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(10): 1167–1172
- Liu Q H, Li T, Zhang J J. Effects of early stage shading on function leaf growth at grain-filling stage and on grain quality of rice[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(10): 1167–1172
- [74] 袁继超, 丁志勇, 赵超, 等. 高海拔地区水稻遮光、剪叶和疏花对米质影响的研究[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1429–1436
- Yuan J C, Ding Z Y, Zhao C, et al. Effects of sunshine-shading, leaf-cutting and spikelet-removing on yield and quality of rice in the high altitude region[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(11): 1429–1436
- [75] 刘奇华, 蔡建, 李天, 等. 水稻籽粒灌浆特性及品质对孕穗期弱光胁迫的响应[J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(2): 172–175
- Liu Q H, Cai J, Li T, et al. Response of grain-filling properties and quality in rice to weak light during initial period of young spike[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2007, 29(2): 172–175
- [76] 徐富贤, 郑家奎, 朱永川, 等. 川东南杂交中稻超稀栽培对稻米整精米率和垩白粒率的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(5): 686–691
- Xu F X, Zheng J K, Zhu Y C, et al. Effect of super sparse cultivation on head milled rice percentage and chalkiness in hybrid rice varieties in the eastern and southern districts of Sichuan Province[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(5): 686–691
- [77] 李天, 大杉立, 山岸徹, 等. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒蔗糖及其降解酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(6): 943–945
- Li T, Ohsugi R, Yamagishi T, et al. Effects of weak light on rice sucrose content and sucrose degradation enzyme activities at grain-filling stage[J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(6): 943–945
- [78] 任万军, 杨文钰, 张国珍, 等. 弱光对杂交稻氮素积累、分配与子粒蛋白质含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(3): 288–293
- Ren W J, Yang W Y, Zhang G Z, et al. Effect of low-light stress on nitrogen accumulation, distribution and grains protein content of Indica hybrid[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2003, 9(3): 288–293
- [79] 张春红, 李金州, 田孟祥, 等. 不同食味粳稻品种稻米蛋白质相关性状与食味的关系[J]. 江苏农业学报, 2010, 26(6): 1126–1132
- Zhang C H, Li J Z, Tian M X, et al. Relationship between protein-related traits and palatabilities of japonica rice (*Oryza sativa* L.) with distinct taste[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2010, 26(6): 1126–1132
- [80] 董明辉, 惠锋, 顾俊荣, 等. 灌浆期不同光强对水稻不同粒位籽粒品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(2): 164–170
- Dong M H, Hui F, Gu J R, et al. Effect of light intensity on grain quality of rice at different spike positions during grain-filling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2013, 21(2): 164–170
- [81] 傅春霞, 邹琦, 邵红宁, 等. 广幅光强适应种质的筛选[J]. 江苏农业学报, 1995, 11(2): 16–21
- Fu C X, Zou Q, Shao H N, et al. Selection of rice varieties adapted to a wide range of light intensity[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 1995, 11(2): 16–21
- [82] 巨关升, 武菊英, 赵军锋, 等. 观赏狼尾草光合特性的研究[J]. 核农学报, 2005, 19(6): 451–455
- Ju G S, Wu J Y, Zhao J F, et al. Study on the photosynthetic characteristics of the *Pennisetum alopecuroides* L. Spreng[J]. Acta Agriculturae Nucleatae Sinica, 2005, 19(6): 451–455
- [83] 许正刚, 史正军, 谢良生, 等. 遮荫处理下两种园林植物叶绿素含量及荧光参数的研究[J]. 甘肃科技, 2009, 25(3): 159–160
- Xu Z G, Shi Z J, Xie L S, et al. The study on chlorophyll content and fluorescence parameter of two landscape plants under shading[J]. Gansu Science and Technology, 2009, 25(3): 159–160
- [84] 严建民, 翟虎渠, 万建民, 等. 几种重穗型杂交稻的耐荫性差异[J]. 江苏农业学报, 2002, 18(4): 193–198
- Yan J M, Zhai H Q, Wan J M, et al. Differences of shade adaptation among some heavy ear hybrid rice combinations (*Oryza sativa* L.)[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2002, 18(4): 193–198
- [85] 谢戎, 何光华, 金良, 等. 耐阴稻种资源快速筛选初步研究[J]. 绵阳经济技术高等专科学校学报, 1998, 15(3): 1–4
- Xie R, He G H, Jin L, et al. A preliminary study on rapid screening technique for shade-tolerant rice germplasm[J]. Journal of Mianyang College of Economy & Technology, 1998, 15(3): 1–4
- [86] 焦德茂, 高亮之, 金之庆, 等. 水稻耐光氧化和耐阴特性的鉴定及其生理基础[J]. 中国水稻科学, 1995, 9(4): 245–248
- Jiao D M, Gao L Z, Jin Z Q, et al. Identification and physiological basis of rice tolerant to photooxidation and shading[J]. Chinese Journal of Rice Science, 1995, 9(4): 245–248
- [87] 童平, 杨世民, 马均, 等. 不同水稻品种在不同光照条件下的光合特性及干物质积累[J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 505–511
- Tong P, Yang S M, Ma J, et al. Photosynthetic characteristics and dry matter accumulation of hybrid rice varieties under different light conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(3): 505–511
- [88] 任万军. 始穗后弱光对水稻籽粒生长及稻米品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2001
- Ren W J. Effect of low-light stress on rice grain growth and

- grain quality after heading[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2001
- [89] 张更生, 李林. 阴害影响水稻产量的机制及其调控技术——IV 植物生长调节剂防御水稻阴害的效果[J]. 中国农业气象, 1996, 17(1): 1–5
- Zhang G S, Li L. Mechanism of insufficient illumination impact on rice yield and its controlling technology. IV. Preventive effects of plant growth regulators against insufficient illumination for rice[J]. Agricultural Meteorology, 1996, 17(1): 1–5
- [90] 李林, 姚永康. 开花灌浆期模拟阴天水稻群体内光质环境的调控研究[J]. 中国农业气象, 1998, 19(2): 1–4
- Li L, Yao Y K. Studies on the conditioning and controlling of light quality environment of rice colonies under simulated cloudy conditions during flowering-filling period[J]. Agricultural Meteorology, 1998, 19(2): 1–4
- [91] 冯仕喜, 文云书. 水稻施用生长调节剂对产量和结实率的影响[J]. 耕作与栽培, 2006(4): 29
- Feng S X, Wen Y S. effects of plant growth regulator on yield and setting rate in rice[J]. Tillage and Cultivation, 2006(4): 29
- [92] 韦朝领, 刘敏华, 李林. 化学调控剂对减轻水稻抽穗灌浆期阴害效应的综合评判[J]. 应用生态学报, 2001, 12(1): 55–58
- Wei C L, Liu M H, Li L. Comprehensive evaluation on the effect of chemical regulation agent on rice injured by insufficient illumination during its heading-filling period[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(1): 55–58
- [93] 李林, 张更生. 阴雨害对江苏水稻生产的影响及其防御对策[J]. 江苏农业科学, 1991(5): 17–20
- Li L, Zhang G S. Effects of overcast and rainy on rice production in Jiangsu and its counter measures[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 1991(5): 17–20
- [94] 熊杰, 符冠富, 宋建, 等. 植物生长调节物质对灌浆期遮光水稻生长及结实的影响[J]. 中国稻米, 2010, 16(6): 9–13
- Xiong J, Fu G F, Song J, et al. Effects of plant regulators on rice growth and setting rate under shading during grain filling period[J]. China Rice, 2010, 16(6): 9–13
- [95] 袁刘正. 玉米耐荫性的 QTL 分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009
- Yuan L Z. QTL analysis of maize shade tolerant[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009
- [96] 焦德茂, 戴秋杰, 聂毓琦, 等. 在水稻 F_4 代分离群体中筛选鉴定高光合耐阴的变异体[J]. 江苏农业学报, 1985, 1(3): 10–16
- Jiao D M, Dai Q J, Nie L Q, et al. Screening for rice variants of high photosynthesis adapted to wide range of light intensity[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 1985, 1(3): 10–16
- [97] Galstyan A, Martínez-García J F. Light signalling in plant developmental regulation[J]. Plant Developmental Biology-Biotechnological Perspectives, 2010: 255–274
- [98] Century K, Reuber T L, Ratcliffe O J. Regulating the regulators: the future prospects for transcription-factor-based agricultural biotechnology products[J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 20–29
- [99] Stamm P, Kumar P P. The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(11): 2889–2903