



高温胁迫对海岛棉光合生理及棉铃发育的影响

刘 群¹, 陈 振¹, 张巨松^{1*}, 贺宏伟¹, 崔建平², 陈 平³

(1 新疆农业大学 农学院/教育部棉花工程研究中心, 乌鲁木齐 830052; 2 新疆农业科学院 经济作物研究所 乌鲁木齐 830091; 3 阿瓦提县气象局, 新疆阿瓦提 843200)

摘 要:该试验于 2018 和 2019 年在新疆阿克苏地区阿瓦提县新疆农业科学院试验基地进行, 采用田间搭设增温棚的方式于盛花期进行为期 3 d(H3)、6 d(H6)和 9 d(H9)的增温处理, 以大田自然状态为对照(CK), 研究花铃期增温对海岛棉光合生理及棉铃发育的影响。结果显示: (1)花铃期不同天数高温胁迫均导致棉铃对位叶蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)上升, 净光合速率(P_n)下降。 (2)随着高温处理时间的延长, 棉铃对位叶 PSII 的最大量子效率(F_v/F_m)、PSII 的实际光量子产量(Φ_{PSII})、光化学淬灭(qP)、光合电子传递的相对速率(ETR)呈规律性降低趋势, 而初始荧光(F_o)、非光化学淬灭(NPQ)呈上升趋势, 且 H3、H6 和 H9 处理较 CK 差异显著($P < 0.05$), 其中各参数快速上升或下降的阶段大多发生在高温持续 3~6 d。 (3)随着高温胁迫时间的增加, 棉籽、纤维干物质质量降低趋势明显; 单株结铃数、单铃重、衣分、皮棉产量均呈显著下降趋势; 高温还影响了棉铃发育, 造成棉铃长度、体积减小。研究表明, 在短期高温胁迫下, 海岛棉铃对位叶光合能力的显著下降, 主要是由非气孔因素导致的; 持续高温胁迫导致 PSII 的开放程度减小, 电子传递能力下降, 光合作用受到抑制, 棉铃发育和产量构成因素均受到负面影响, 最终导致产量降低。

关键词:海岛棉; 高温胁迫; 光合作用; 棉铃发育; 产量

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of High Temperature Stress on Photosynthetic Physiology and Boll Development of Island Cotton

LIU Qun¹, CHEN Zhen¹, ZHANG Jusong^{1*}, HE Hongwei¹, CUI Jianping², CHEN Ping³

(1 College of Agriculture, Xinjiang Agricultural University/Cotton Engineering Research Center, Ministry of Education, Urumqi 830052, China; 2 Institute of Cash Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China; 3 Awati County Weather Bureau, Awati, Xinjiang 843200, China)

Abstract: During 2018 and 2019 in Xinjiang Awat County of Aksu area of Xinjiang Academy of Agricultural Sciences' test base, we investigated the effects of temperature on photosynthetic physiology and boll development of island cotton with the way of set-up increase greenhouse field in full bloom stage for a 3 d (H3), 6 d (H6) and 9 d (H9) as treatments and with field state of nature as the control (CK). The results showed that: (1) the transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i) increased and net photosynthetic rate (P_n) decreased in the relative leaves of boll with the increase of high temperature stress. (2) With the extension of high temperature and processing time, the cotton boll para leaf PSII largest quantum efficiency (F_v/F_m), the actual light quantum yield PSII (Φ_{PSII}), and photochemical

收稿日期: 2020-07-21; 修改稿收到日期: 2020-09-01

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0101605-05); 自治区重点研发项目(2016B01001-2); 自治区级大学生创新训练项目(S201910758059)

作者简介: 刘 群(1998—), 男, 本科生, 主要研究方向为海岛棉丰产抗逆栽培技术及其生理基础。E-mail: 806634356@qq.com

* 通信作者: 张巨松, 教授, 硕士研究生导师, 研究方向为棉花高产栽培与生理生态。E-mail: xjndzjs@163.com

quenching (qP), relative photosynthetic electron transport rate (ETR) showed a decreasing trend. While, the initial fluorescence (F_0) and non-photochemical quenching (NPQ) showed an increasing trend, and the differences of H3, H6 and H9 were significant different compared with those of CK ($P < 0.05$), among which the rapid rise or fall of each parameter mostly occurred in the 3 to 6 d continuous high temperature. (3) With the increase of high temperature stress time, the quality of cotton seed, fiber and boll shell dried matter decreased obviously. Boll number per plant, boll weight per plant, lint percentage and lint yield all showed a significant decreasing trend. In addition, the high temperature also affected boll development, resulting in the reduction of boll length and volume. The results showed that under the short-term high temperature stress, the photosynthetic capacity of counterpoint leaves of island boll decreased significantly, which was mainly caused by non-stomatal factors. Continuous high temperature stress results in decreased PS II openness, decreased electron transport capacity, and inhibited photosynthesis. Boll development and yield component factors are negatively affected, resulting in reduced yield.

Key words: island cotton; high temperature stress; photosynthesis; boll development; yield

随着全球气候变暖的影响,极端高温气候频繁出现,极大加剧了对作物的危害^[1]。IPCC 第 5 次评估报告中指出,预计到 2100 年,全球表面平均温度将会升高 $0.3 \sim 4.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[2],高温极端事件的发生频率和持续时间也将会继续增强。高温胁迫导致棉花蕾铃大量脱落^[3];近年来,作为国内海岛棉唯一产区的新疆棉区夏季极端高温天气频发,严重制约了海岛棉产量和品质的提升。

高温引起棉花叶片光合作用的下降,影响棉叶的生长发育^[4]。棉花生长过程中最适宜的温度是 $20 \sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$,当生育期的日最高温每超过最适温度 $1\text{ }^{\circ}\text{C}$,每公顷的皮棉产量将下降 110 kg ^[5-6]。与棉花叶片最适生长温度相比, $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,主茎叶的光合势能损失约 16% ^[7];温度上升至 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,叶片的生长速率降低了 50% ^[8]。相关研究表明,花铃期温度升高导致棉铃对位叶光合物质输出能力显著下降是受非气孔限制因子的影响^[9];由于呼吸作用的适温在光合作用之上,高温在降低光合作用的同时还会导致呼吸作用强度增大,使得棉叶中的光合产物合成减少、消耗增多,净光合速率下降^[8]。另一方面,高温胁迫降低了花粉活力,造成花药不能正常开裂,影响了花粉萌发和花粉管生长过程,使开花后的受精过程无法顺利进行^[10]。即便能够顺利成铃,在幼铃的发育过程中,高温也会导致棉铃变小、畸形^[4]。同时,持续的高温显著影响碳水化合物的合成^[8],并使得棉株将更多的光合物质用于营养生长而非棉铃发育^[11],棉花生长发育和产量的形成均受到限制。

以往研究主要集中于全生育期高温对陆地棉光合能力的影响,而对于短时间极端高温下海岛棉内在光合生理的研究相对较少。因此,本研究通过在盛花期设置不同持续时间高温处理,探究花铃期短

期高温胁迫对海岛棉光合作用、叶绿素荧光特性及棉铃发育的影响,为全球温室化效应日趋加剧环境下海岛棉的响应研究及制定高产、抗逆、优质栽培技术提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

选取南疆地区海岛棉主栽品种‘新海 49 号’,于 2018 年、2019 年在新疆阿克苏地区阿瓦提县新疆农业科学院经济作物研究所试验基地($79^{\circ}45'\text{E}$, $39^{\circ}30'\text{N}$)进行为期两年试验。试验土质为沙壤土,土壤耕层 $0 \sim 60\text{ cm}$,土壤 $\text{pH}7.8$,有机质含量 $5.7\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮为 $0.6\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,水解性氮为 $50.3\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷为 $19.6\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾为 $108\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

试验采用单因素随机区组设计,3 次重复。利用本课题组自主设计的大田通风式可拆卸增温棚从盛花期开始进行增温处理,以大田自然状态为对照(CK),结合南疆地区近 37 年夏季高温天气的实际情况,设置 3 d(H3)、6 d(H6)和 9 d(H9)3 个增温处理,即各处理进行增温 3 d、6 d 和 9 d。2018 年、2019 年高温处理时间分别为 7 月 13~22 日、7 月 10~19 日,于每天 11:00~20:00 手动搭棚模拟高温环境,棚与地面保持 0.3 m 的高度,以保持充分的气体交换。每小区面积 32.5 m^2 ,种植密度为 $21.75\text{ 万株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。增温棚以焊制铁管为构架,覆盖 0.08 mm 厚的塑料薄膜,透光率为 91% ,骨架最高处约 1.5 m ,其面积与小区面积相同。温湿度记录仪(GM1365,中国)挂于棚内、外,距冠层上方 30 cm 处,每小时自动记录小区内气温。试验期间各处理与对照田冠层上方 30 cm 处,逐时气温变化过程见图 1。处理达到相应持续时间(3 d、6 d、9 d)后

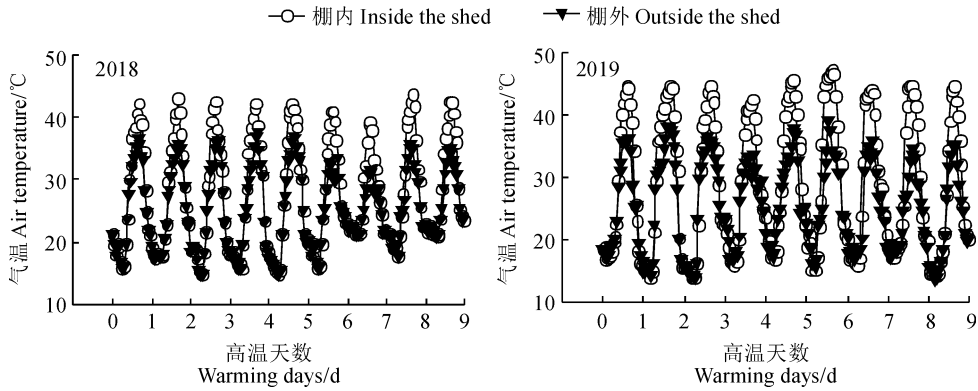


图 1 高温胁迫期间高温处理和对照的气温变化

Fig. 1 Temperature changes of high temperature treatment and control

拆除增温棚恢复到与对照一致的环境直至成熟。除以上高温处理外,整个生育期水肥和病虫害管理均按大田进行。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 海岛棉叶片光合参数测定 利用 TPS-2 便携式光合仪(英国 PP Systems 公司)于各高温处理结束的后一天 11:30~13:30 测定铃对位叶的气体交换参数。设置气体流速为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, $3\ \text{cm}\times 2\ \text{cm}$ 。利用太阳光源 $1\ 300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右的光合有效辐射(PAR),获得瞬时净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。依公式计算出气孔限制度($L_s=1-C_i/C_a$)。

1.2.2 海岛棉叶片叶绿素荧光参数测定 于各高温处理结束后第二天的 11:30~13:30,选取受光方向一致且生长均匀的棉株,利用 PAM-2500 调制式脉冲叶绿素荧光仪(英国 Hansatech 公司)测定海岛棉铃对位叶(第 5~7 果枝)叶绿素荧光参数。测定时,先测定光适应下稳态荧光(F_s)、最大荧光(F'_m)。暗适应 30 min 后,测定获得初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v),计算出 PS II 的最大量子效率 $F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$ 。然后测定该对位叶的快速光响应曲线,设置 14 个不同的光强,从低到高分别为 0、13、36、73、120、198、313、468、645、913、1 090、1 311、1 570 和 1 865 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,获得 PS II 的实际光量子产量 $\Phi_{\text{PSII}}=(F'_m-F_s)/F'_m$ 、光化学淬灭(qP)、非光化学淬灭(NPQ)、光合电子传递的相对速率(ETR)。

1.2.3 棉铃干物质测定 从高温处理开始,进行挂牌标记当天所开黄花,挂牌标记的棉铃于花后 50 d 取样,各小区每次取生长发育一致的棉铃 5 个,每处理 3 次重复。将棉铃铃壳、纤维和棉籽三部分人工

剥离后,分别置于 $105\ ^\circ\text{C}$ 下杀青 30 min 后,再在 $85\ ^\circ\text{C}$ 烘干至恒重,以测定各组分干重。

1.2.4 棉铃大小测定 取样方法同 1.2.3。棉铃长度采用游标卡尺测量棉铃铃基部到铃尖的垂直距离,棉铃直径采用游标卡尺测量棉铃鲜样横径最大值,棉铃体积用排水法测定。

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 软件对数据进行整理,SPSS 21.0 软件对处理间进行单因素方差分析,Duncan 法进行处理间多重比较($P<0.05$),利用 Origin 8.5 和 GraphPad Prism 8 软件拟合曲线并绘图。

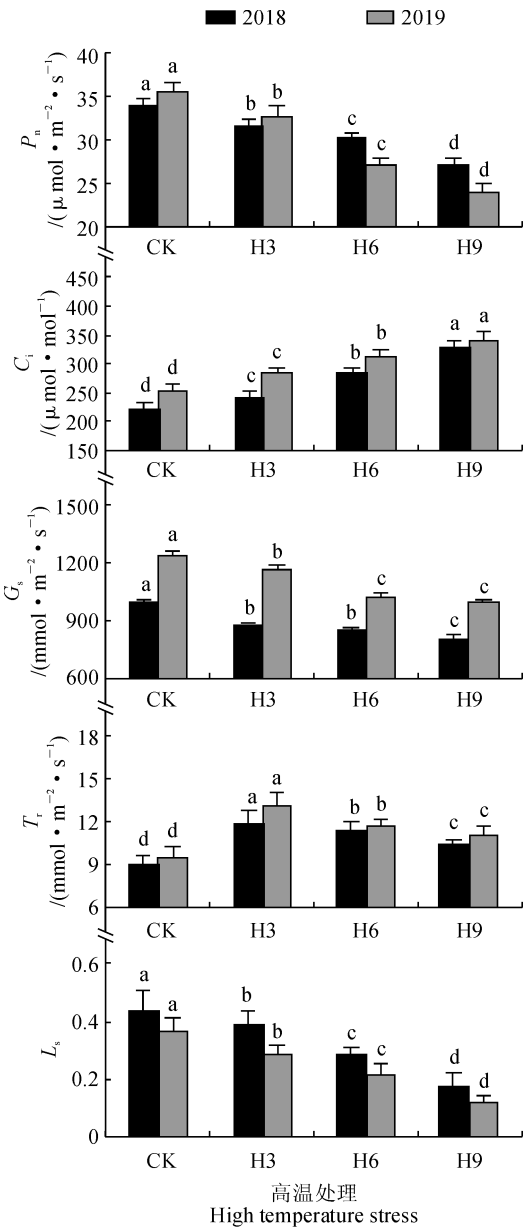
2 结果与分析

2.1 高温对气体交换参数的影响

由图 2 可知,不同持续时间高温胁迫对海岛棉叶片净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、气孔限制度(L_s)均产生了显著影响。相比对照,持续高温胁迫处理下, T_r 显著增大并随高温时间的持续而降低; P_n 显著下降,并随着增温时间的延长, P_n 下降幅度逐渐增大,2019 年(白天日均温 $34.5\sim 36.2\ ^\circ\text{C}$)相比 2018 年(白天日均温 $32.5\sim 34.2\ ^\circ\text{C}$) P_n 下降幅度更大。气孔导度表示气孔张开的程度。在增温条件下,气孔导度和气孔限制度显著下降,但是胞间 CO_2 浓度逐渐升高。表明本试验增温条件下海岛棉光合能力的下降是由非气孔因素导致的。

2.2 高温对叶绿素荧光参数的影响

2.2.1 对初始荧光(F_o)和 PS II 的最大光化学量子产量(F_v/F_m)的影响 如图 3 所示,初始荧光(F_o)随着增温时间的延长不断升高,且随着持续时间的增加各处理间的差异显著。分析显示,H3、H6 和 H9



CK. 不增温; H3. 增温 3 d; H6. 增温 6 d; H9. 增温 9 d;下同

图 2 不同持续时间高温处理对海岛棉铃对位叶光合特征参数的影响

CK. No warming; H3. Warming for 3 days; H6. Warming for 6 days; H9. Warming for 9 days; The same as below

Fig. 2 Effects of high temperature treatment with different durations on photosynthetic characteristics in para leaves of island cotton bolls

高温胁迫处理导致 F_v 较 CK 升高 22.86%~35.48%、77.14%~83.87%和 108.57%~119.35%。 F_v/F_m 则表现出与 F_v 相反的变化趋势,即随着高温持续时间增加, F_v/F_m 较 CK 逐渐下降。两个参数快速下降或上升的阶段均发生在高温持续 3~6 d 附近。这些结果说明高温胁迫导致 PS II 的电子传递能力下降,光合作用原初反应过程受到抑制。

2.2.2 对光化学效率(Φ_{PSII})和电子传递速率(ETR)的影响 Φ_{PSII} 反映了植物实际光合效率,ETR 代表在无光抑制时叶片光合作用的最大潜在能力。如图 3 所示,棉株铃对位叶 Φ_{PSII} 和 ETR 在 H3、H6 和 H9 处理间差异显著,均表现为 CK>H3>H6>H9。PS II 光量子产量明显随高温持续而不断降低,ETR 值的减小呈慢、快、慢的趋势。3~9 d 的高温处理下对位叶 ETR 分别比对照下降 12.03%、39.02%、45.47%。表明在持续高温胁迫环境下,海岛棉叶片 PS II 实际产生的光量子减少,光合传递过程受到抑制。

2.2.3 高温胁迫对海岛棉叶片激发能分配的影响

光化学淬灭(qP)随着高温胁迫时间的延长,下降较快,而非光化学淬灭(NPQ)表现出与 qP 相反的趋势,其值逐渐增加(图 3),且在增温 6~9 d 时变化幅度最大。分析表明,海岛棉在 3~9 d 的持续高温处理下对位叶 NPQ 分别比对照上升 20.38%、49.37%、59.85%, qP 分别比对照下降 7.3%、22.8%、31.7%。两年数据均显示,参数快速下降或上升的阶段发生在高温持续 3~6 d 附近。以上结果表明,高温胁迫导致 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学反应电子传递比率减小,耗散过剩光能转为热能的能力增加,热耗散增加。

2.3 高温胁迫对海岛棉棉铃发育的影响

2.3.1 对棉籽、纤维、铃壳干物质的影响 以高温胁迫时间 x 为自变量,分别与因变量 y (棉籽干物质质量、纤维干物质质量、铃壳干物质质量)做简单回归分析,发现 x 和 y 两者之间存在明显的相关性,呈一次函数变化(图 4)。H3、H6、H9 处理下,海岛棉纤维干物质质量、棉籽干物质质量较 CK 均呈现下降趋势,铃壳干物质质量较 CK 逐渐增加。H3、H6、H9 处理下的棉籽干物质质量较 CK 减少 2.50%~3.01%、9.03%~17.59%、10.56%~20.24%;铃壳干物质较 CK 分别增加 1.72%~3.94%、17.62%~20.26%、32.28%~34.71%;纤维干物质质量较 CK 分别下降 4.43%~7.13%、16.55%~20.47%、35.95%~36.42%。表明高温时间与棉籽干物质质量和纤维干物质质量呈负相关关系,与铃壳干物质质量呈正相关关系。

2.3.2 对棉铃长度、直径、体积的影响 为定量描述高温胁迫对海岛棉棉铃表型性状影响程度,利用简单回归分析建立了以高温胁迫时间 x 为自变量,以棉铃表型性状为因变量 y 的线性回归模型(图 5)。随着高温时间的增加,棉铃长度、体积均有不同

程度的减小,与高温时间呈负相关,而棉铃直径与高温时间并无明显关系。表明高温胁迫后棉铃体积的减小主要是由于棉铃长度减小所导致。

2.4 高温胁迫对海岛棉产量及构成因素的影响

根据表 1 可知,海岛棉单株结铃数、单铃重、衣分、皮棉产量均受到高温胁迫的负面影响。H3、H6、

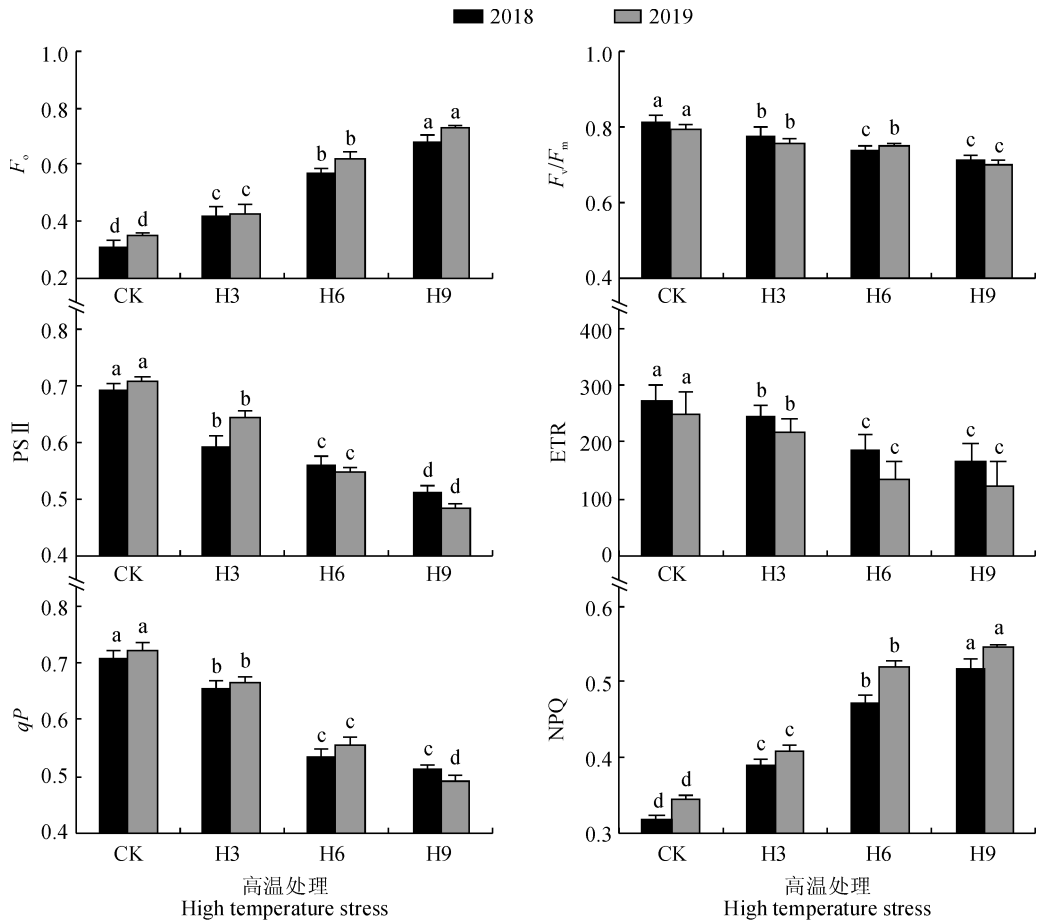


图 3 不同持续时间高温处理下海岛棉铃对位叶叶绿素荧光参数

Fig. 3 Chlorophyll fluorescence parameters in para leaves of island cotton bolls under different high temperature treatments

表 1 花铃期高温胁迫对海岛棉产量及产量构成因素的影响

Table 1 Effects of high temperature stress on cotton yield and yield components of island cotton during flowering and boll period

年份 Particular year	处理 Handle	收获株数 Number of harvested trees (/万株/hm ⁻²)	单株结铃数/个 Number of bolls per plant	单铃重 Single boll weight/g	衣分 Clothing score/%	皮棉产量 Lint yield (/kg·hm ⁻²)
2018	CK	19.44±1.4a	11.2±0.8a	2.90±0.05a	34.33±2.6a	2147.57±123.21a
	H3	19.49±1.1a	9.4±0.6b	2.84±0.07a	33.51±1.1ab	1717.06±98.63b
	H6	19.46±1.8a	8.3±0.6c	2.51±0.04b	31.21±1.5b	1256.85±105.63c
	H9	19.58±1.1a	7.3±0.4d	2.30±0.06b	31.32±1.1b	1019.23±135.08d
2019	CK	18.8±1.3a	10.66±0.3a	3.37±0.04a	33.91±1.3a	2284.10±124.44a
	H3	19.3±1.9a	9.51±0.5a	3.29±0.04a	34.21±1.6a	2071.15±117.36b
	H6	19.8±1.7a	7.8±0.4b	3.04±0.06b	33.38±1.3a	1567.18±113.68c
	H9	19.4±1.3a	5.51±0.6c	2.76±0.04c	31.55±0.9b	935.61±89.23d

注:不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著
Note: Different lowercase letters showed significant difference at 0.05 level

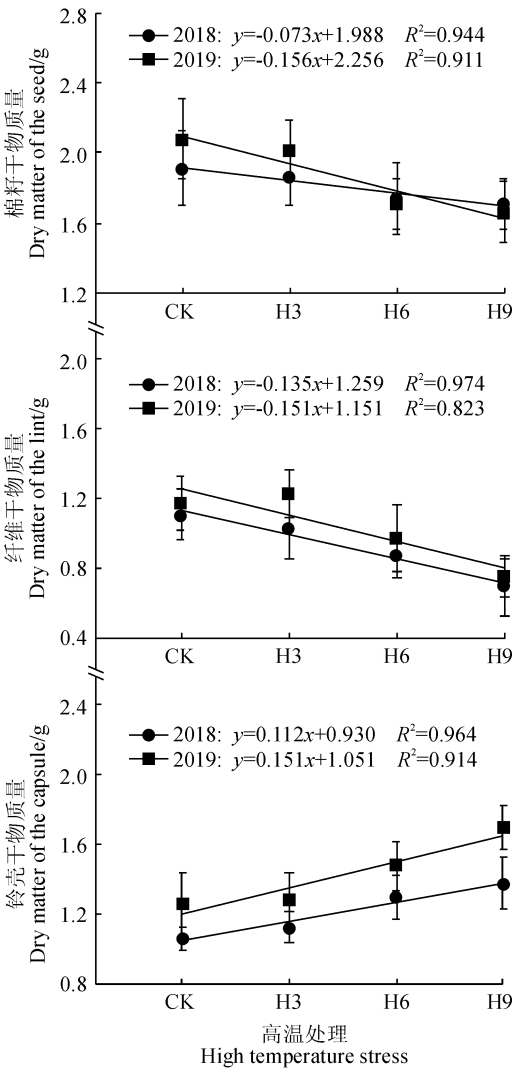


图 4 不同持续时间高温处理下单铃棉籽、铃壳及纤维等干物质质量

Fig. 4 Dry matter quality of cotton seeds, fibers and shells of boll under different high temperature treatments

H9 处理后,2018 年和 2019 年单株结铃数分别减少 16.1%、25.9%、34.8%和 10.8%、26.8%、48.3%;单铃重分别下降 2.1%、13.4%、20.7%和 2.4%、9.8%、18.1%;衣分分别下降 2.9%、8.8%、8.8%和 -0.9%、1.6%、7.0%;皮棉产量分别下降 20.0%、41.5%、52.5%和 9.3%、31.4%、59.0%。分析表明,产量构成因素中下降幅度最大的为单株结铃数,表明单株结铃数是对高温最为敏感的产量构成因素,本试验增温条件下单株产量的下降主要是由单株结铃数的减少导致的。

3 讨 论

3.1 气体交换参数与高温天数的关系

以往高温对植物叶片光合作用的影响研究结果

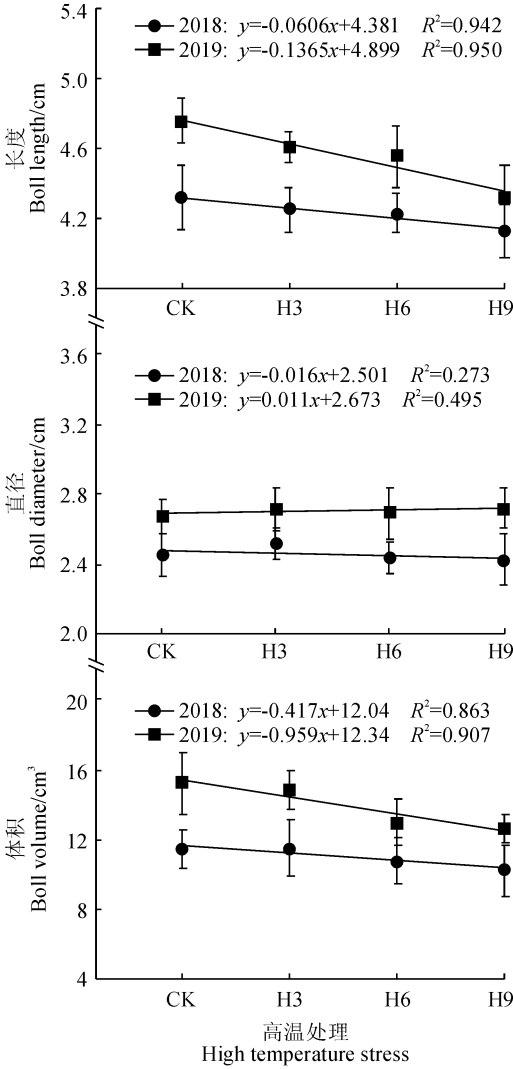


图 5 不同持续时间高温处理下棉铃长度、直径、体积

Fig. 5 Cotton boll length, diameter and volume with high temperature treatments

还未得到较为一致的结论^[12-13]。Zhao 等^[8] 分别在高温(36/28 ℃)和常温(30/22 ℃)条件下测量了从出苗到出苗后 79 d 棉叶的净光合速率,发现二者之间并无差异;而孙啸震等^[9] 在花铃期增温 2~3 ℃(日均温 33.5~35.2 ℃)时发现,花铃期温度升高导致棉铃对位叶光合物质输出能力显著下降。本研究认为,花铃期高温胁迫下,海岛棉光合反应速率明显降低,并随高温胁迫时间的持续,下降程度不断增大。随着高温胁迫时间的增加,海岛棉叶片 P_n 、 G_s 和 L_s 均表现出不同程度的下降趋势,而 T_r 、 C_i 呈逐渐增加趋势,其中各参数快速下降或上升主要发生在高温处理第 3~6 天时。随着高温时间的持续,蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度整体呈上升趋势,而净光合速率呈下降趋势。进一步表明,高温胁迫条件下海岛棉叶片光合能力显著下降是由于非气孔限制因

素导致的。这一结果与前人研究结果相似^[9,11,14]。

3.2 叶绿素荧光参数与高温天数的关系

叶绿素荧光常用于监测、定量分析和比较植物对逆境反应^[15]。当植物受到高温胁迫时,叶片气孔关闭导致光抑制产生,引起 PS II 功能下降,使得叶绿素荧光参数发生改变^[16-17]。本研究发现,随着高温天数的增加,海岛棉叶片 F_v 逐渐升高,在重度高温胁迫(H9)处理下, F_v 显著升高, F_v/F_m 则表现出与 F_v 相反的变化趋势。说明增温 3 d 或 3 d 以内对海岛棉叶片 PS II 功能的抑制较小,随着高温胁迫时间的继续,PS II 功能下降,其色素吸收的能量以热和荧光散失的形式增加,用于光合作用的能量逐渐减少。 F_v/F_m 明显下降,表明海岛棉在高温胁迫逆境下,PS II 受到光抑制或下调。这与 Maxwell K 等^[18]的研究结果一致。 F_v/F_m 值的大小可指示作物的健康状况。大部分作物健康的光合组织 F_v/F_m 平均值约在 0.83,低于该值表明植物处于胁迫状态^[19]。本研究发现,对照日均温度在 29℃时,海岛棉叶片 F_v/F_m 为 0.814,低于前人报道的 0.83。推测此时海岛棉可能处于轻度胁迫状态,这与南疆地区干旱干燥的特殊气候环境有关,也可能归因于海岛棉在长期栽培进化过程中形成与其他作物相差异的光合适应模式,此后,随处理时间的持续,海岛棉叶片 F_v/F_m 值呈逐渐降低趋势,说明海岛棉已受到高温胁迫,并引起 PS II 的功能下降,光合原初反应受到抑制。

有相关研究认为, Φ_{PSII} 、NPQ 能比 F_v/F_m 更敏感地捕捉到轻度高温胁迫对光合器官造成的损伤^[20]。本研究在增温 6~9 d 条件下,发现海岛棉叶片 Φ_{PSII} 、NPQ 变幅比 F_v/F_m 更大,表明以上参数对高温胁迫非常敏感,这与前人研究结果相似^[20]。在持续高温胁迫下,海岛棉叶片 Φ_{PSII} 、ETR、 qP 、 F_v/F_m 逐渐降低,表明 PS II 功能下降,光合电子传递能力降低,原初反应的捕光效率下降,光合作用受到不同程度抑制;而 F_v 和 NPQ 呈增大趋

势,反映了 PS II 天线色素吸收的过量光能以热和发射荧光的形式耗散增大,推测认为这是植物适应高温胁迫的一种自我保护机制。

3.3 棉铃发育、产量与高温天数的关系

Oosterhuis^[21]认为高温导致棉花产量下降的根本原因是碳水化合物的供应不足,而碳水化合物的供应不足主要是由于棉株“源”端受到高温的影响。短期高温胁迫使得植物生长模式改变,造成营养生长与生殖生长不平衡^[22]。本研究在不同天数高温处理下,海岛棉单铃重、衣分均有不同程度的降低,并随高温持续时间的延长,棉铃体积变小,单株结铃数显著下降,蕾铃脱落严重,最终造成产量的下降,这与 Singh 等^[6]的研究结果一致。对经历高温而未脱落的棉铃做进一步研究发现,高温持续时间与棉铃长度、体积、纤维干物质量、棉籽干物质量呈显著负相关,与铃壳干物质量呈显著正相关。推测持续高温胁迫下,海岛棉棉铃品质的下降主要归因于光合产物向铃壳转化的比例增加而向纤维发育部位的转运能力下降。

前期 H3 处理下纤维干物质量、衣分有所增加,铃壳干物质量相对减少,推测花铃期短时间增温 2~3℃有利于棉铃中光合产物向合成棉纤维的部位转化,但是随着高温胁迫时间的持续,碳水化合物向铃壳的分配比例逐渐增大,并且向纤维和棉籽的分配减少,最终造成棉铃品质下降。

4 结 论

随着高温胁迫持续天数的增加,海岛棉光合速率降低,气孔导度下降,但胞间 CO_2 浓度上升,海岛棉铃对位叶光合作用的下降主要是由于非气孔限制。高温胁迫导致海岛棉铃对位叶光合器官的功能下降,引起光合与叶绿素荧光参数改变,造成棉铃品质降低,并引起蕾铃的大量脱落,最终造成产量大幅下降。当高温时间为 6~9 d 时,海岛棉光合作用下降幅度相对明显,棉铃发育受影响变化较大。

参考文献:

[1] 张丽霞,马改改,茹靖益. 黄河流域中下游地区棉花物候和产量对气候变暖的响应[J]. 棉花学报, 2016, 28(1): 87-94.
ZHANG L X, MA G G, RU J Y. Responses of cotton phenology and yield to climate warming in the middle and lower reaches of the Yellow River valley[J]. *Cotton Science*, 2016, 28(1): 87-94.

[2] 秦大河, THOMAS STOCKER. IPCC 第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论[J]. 气候变化研究进展, 2014, 10(1): 1-6.

[3] QIN D H, THOMAS S. Highlights of the IPCC working group I fifth assessment report[J]. *Progressus Inquisitiones De Mutatione Climatis*, 2014, 10(1): 1-6.

[3] 张书芹. 陆地棉棉铃离层赤霉素、乙烯处理相关基因差减文库

的构建[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.

[4] ZAHID K R, ALI F, SHAH F, *et al.* Response and tolerance mechanism of cotton *Gossypium hirsutum* L. to elevated temperature stress: A review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 937.

[5] REDDY K R, ROBANA R R, HODGES H F, *et al.* Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1998, 39(2): 117-129.

[6] SINGH R P, PRASAD P V V, SUNITA K, *et al.* Influence of high temperature and breeding for heat tolerance in cotton: A review[J]. *Advances in Agronomy*, 2007, 93: 313-385.

[7] LU Z M, CHEN J W, PERCY R G, *et al.* Photosynthetic rate, stomatal conductance and leaf area in two cotton species (*Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum*) and their relation with heat resistance and yield[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24(5): 693-700.

[8] ZHAO D L, REDDY K R, KAKANI V G, *et al.* Physiological causes of cotton fruit abscission under conditions of high temperature and enhanced ultraviolet-B radiation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, 124(2): 189-199.

[9] 孙啸震, 张黎妮, 戴艳娇, 等. 花铃期增温对棉花干物重累积的影响及其生理机制[J]. 作物学报, 2012, 38(4): 683-690.

SUN X Z, ZHANG L N, DAI Y J, *et al.* Effect of increased canopy temperature on cotton plant dry matter accumulation and its physiological mechanism[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(4): 683-690.

[10] 宋桂成, 王苗苗, 陈全战, 等. 陆地棉花器官耐高温性的评价指标研究[J]. 棉花学报, 2015, 27(6): 495-505.

SONG G C, WANG M M, CHEN Q Z, *et al.* Evaluation of the high-temperature tolerance of floral organs in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. *Cotton Science*, 2015, 27(6): 495-505.

[11] 贺新颖. 花铃前中期增温对棉花干物质累积分配及产量的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.

[12] 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): 2 125-2 131.

[13] CALLAWAY R M, DELUCIA E H, THOMAS E M, *et al.* Compensatory responses of CO₂ exchange and biomass allocation and their effects on the relative growth rate of ponderosa pine in different CO₂ and temperature regimes[J]. *Oecologia*, 1994, 98(2): 159-166.

[14] 黄 磊, 姜国斌, 朱 玉, 等. 高温对北高丛蓝莓叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(4): 871-879.

HUANG L, JIANG G B, ZHU Y, *et al.* Effects of high temperature on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of the north highbush blueberry[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(4): 871-879.

[15] 侯维海, 王建林, 胡 单, 等. 花后干旱对西藏青稞叶片水势、光合生理、籽粒表型和产量的影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(14): 2 675-2 688.

HOU W H, WANG J L, HU D, *et al.* Effects of drought in post-flowering on leaf water potential, photosynthetic physiology, seed phenotype and yield of hullless barley in Tibet plateau[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(14): 2 675-2 688.

[16] COLOM M R, VAZZANA C. Photosynthesis and PS II functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 49(2): 135-144.

[17] MCDOWELL N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1 051-1 059.

[18] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.

[19] WOO N S, BADGER M R, POGSON B J. a rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence[J]. *Plant Methods*, 2008, 4(1): 27.

[20] MISHRA R K, SINGHAL G S. Function of photosynthetic apparatus of intact wheat leaves under high light and heat stress and its relationship with peroxidation of thylakoid lipids[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(1): 1-6.

[21] OOSTERHUIS D M. Day or night high temperatures: A major cause of yield variability[J]. *Cotton Grower*, 2002, 46: 8-9.

[22] 冯 波, 李升东, 李华伟, 等. 灌浆初期高温胁迫对不同耐热性小麦品种形态和产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2019, 27(3): 451-461.

FENG B, LI S D, LI H W, *et al.* Effect of high temperature stress at early grain-filling stage on plant morphology and grain yield of different heat-resistant varieties of wheat[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2019, 27(3): 451-461.

(编辑:潘新社)