

分类号：
学 号：20212012007

密 级：公开
单位代码：10759

石河子大学

硕士学位论文



棉花叶片运动对群体光合能力的影响 及对水分亏缺的响应

学 位 申 请 人	吕书豪
指 导 教 师	张旺锋
申请学位门类级别	农学硕士
学 科、专 业 名 称	作物学
研 究 方 向	作物高产优质高效栽培理论与技术
所 在 学 院	农学院

中国·新疆·石河子
2024年5月

分类号：
学号：20212012007

密级：公开
单位代码：10759

石河子大学

硕士学位论文



棉花叶片运动对群体光合能力的 影响及对水分亏缺的响应

学位申请人	吕书豪
指导教师	张旺锋
申请学位门类级别	农学硕士
学科、专业名称	作物学
研究方向	作物高产优质高效栽培理论与技术
所在学院	农学院

中国·新疆·石河子
2024年5月

**Effects of cotton leaf movement on population photosynthetic capacity
and response to water deficit**

A Dissertation Submitted to

Shihezi University

In Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of

Agriculture

By

Lv Shu-hao

(Crop Cultivation and Farming System)

Dissertation Supervisor: Prof. Zhang Wang-feng

May, 2024

石河子大学学位论文独创性声明及使用授权声明

学位论文独创性声明

本人所呈交的学位论文是在我导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确的说明并表示谢意。

研究生签名: 吕书豪 时间: 2024年5月21日

使用授权声明

本人完全了解石河子大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文在学校图书馆保存并允许被查阅。有权自行或许可他人将学位论文编入有关数据库提供检索服务。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

研究生签名: 吕书豪 时间: 2024年5月21日

导师签名: 李雪峰 时间: 2024年5月21日

摘 要

【目的】棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 叶片具有明显的横向日性运动, 叶片运动能够调节群体光合生产, 且适度水分亏缺下叶片运动有增强的趋势。为明确棉花叶片运动对群体光合生产力的影响, 本文以不同水分亏缺条件下棉花叶片运动差异为切入点, 探讨棉花叶片运动对冠层光分布、群体光合及产量的影响, 以期为新疆棉花节水高产栽培及高光效品种选育提供理论基础和技术支撑。

【方法】选用新疆北疆主栽陆地棉品种新陆早 45 号为供试材料, 设置 3 个水分处理, 分别为常规水分处理 (CK, 田间持水量的 70%-80%)、轻度水分亏缺 (MOD, 田间持水量的 50%-60%) 和重度水分亏缺 (SE, 田间持水量的 30%-40%)。于棉花打顶后 (7 月 5 日), 在不同水分处理下, 分别选择 6 个 1.5 m × 1 m 长势均匀的棉花群体, 将其中 3 个群体内所有棉花叶片进行水平固定, 另外 3 个群体内叶片不固定, 可以自由运动, 3 个重复。系统测定了不同处理下棉花叶片角度、叶片光温微环境、冠层光分布、群体光合速率等指标的日变化。从冠层尺度、日进程角度, 研究水分亏缺下棉花叶片运动对群体光合生产力的影响。

【结果】(1) 棉花叶片入射角余弦值 $\cos(i)$ 与叶面光强、叶片温度呈显著正相关。夜间充分暗适应后, 不同水分处理间叶片 F_v/F_m 无显著差异, 但随水分亏缺程度的加剧, 叶片在中午时段的 NPQ 增加, $Y(II)$ 和 q_P 降低, 说明叶片在正午受到了暂时性的光胁迫。而运动叶片在正午具有较高的 NPQ 和较小的 $\cos(i)$, 减轻了叶片光系统损伤。不同水分亏缺下, 运动叶片在一天任意时间光合速率均大于或等于水平固定叶片。(2) 在相同叶面积指数 (LAI) 的冠层中, 自由运动叶片群体的冠层光截获率在上午 (8:00-12:00) 和下午 (16:00-18:00) 时段大于固定叶片群体, 中午时段 (12:00-16:00) 则相反。随水分亏缺程度的加剧, 棉花冠层 LAI 降低, 叶片运动对冠层光截获率的影响程度增加。不同水分亏缺下, 运动叶片群体的群体光合速率在一天任意时间均大于或等于水平固定叶片群体, 且上午时段叶片运动促进群体光合速率增加的作用更显著。(3) 不同水分亏缺下, 运动叶片群体上午时段和下午时段累积光截获量均大于水平固定叶片群体, 中午时段均小于水平固定叶片群体, 而一天不同时段运动叶片群体的群体光合速率、冠层光能利用效率和辐射利用效率均大于水平固定叶片群体。棉花叶片水平固定 40 d 后, CK、轻度水分亏缺处理、重度水分亏缺处理下运动叶片群体的生物量比水平固定叶片群体分别高 11.8%、33.9%、30.9%; 叶片连续固定至收获时, 籽棉产量分别高 3.6%、4.5%、6.8%。

【结论】(1) 适当水分亏缺条件下棉花通过叶片运动增强捕光调节能力。轻度水分亏缺条件下, 棉花通过调节叶片运动, 在棉株水分状态较好的上午增强叶片向日性程度, 增加光能的捕获; 而在温度和光照较强的正午减弱叶片的向日性程度, 避免了叶片光系统的损伤。(2) 水分亏缺条件下棉花通过叶片运动优化了冠层光分布提高了群体光合作用。不同水分亏缺条件下, 棉花通过调节叶片

运动，增加了上午和下午时段的冠层光截获率，而减少中午冠层光截获率，使一天的群体光合最大化。且随水分亏缺程度的加剧，棉花叶面积指数降低，使得叶片运动对冠层光环境及群体光合的调节作用更显著。(3) 水分亏缺下棉花通过叶片运动增加光能利用效率提高生物量和产量。不同水分亏缺条件下，棉花通过调节叶片运动优化了群体光合时段，增加了冠层光能利用效率和辐射利用效率，最终增加了棉株生物量及产量，且随水分亏缺程度的增加，棉花叶片运动在维持产量方面发挥着更大的作用。

关键词：棉花；叶片运动；水分亏缺；冠层光分布；群体光合

Abstract

[Objective] Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves have obvious lateral diurnal movement, which has strong potential to regulate canopy light distribution, and the leaf movement tends to increase under proper water deficit. In order to clarify the effect of cotton leaf movement on canopy light productivity, this paper takes the difference of cotton leaf movement under different water deficit conditions as the entry point, and studies the effect of cotton leaf movement on canopy light distribution, population photosynthesis and yield by horizontal fixation of all leaves in a population as a control. In order to provide theoretical basis and technical support for the cultivation of water-saving and high-yield cotton and the breeding of high-light efficiency varieties in Xinjiang.1. Water deficit in cotton increased the ability of leaf movement to regulate light energy capture.

[Methods] Xinluzao 45, the main upland cotton variety in northern Xinjiang, was selected as the test material, and three water treatments were set up, namely control (CK), 70%-80% of field water capacity, moderate water deficit (MOD), 50%-60% of field water capacity, and severe water deficit (SE), 30%-40% of field water capacity. After cotton topping (July 5), six cotton groups with uniform growth of 1.5 m × 1 m were selected under different water treatments, and all the cotton leaves in three groups were fixed horizontally, while the leaves in the other three groups were not fixed. The diurnal changes of cotton leaf Angle, leaf light and temperature microenvironment, canopy light distribution and population photosynthetic rate were measured under different treatments. From the perspective of canopy scale and daily process, the effects of cotton leaf movement on canopy light productivity under water deficit were studied.

[Results] (1) The incidence Angle cosine $\cos(i)$ of cotton leaves had significant positive correlation with leaf surface light intensity and leaf temperature. There was no significant difference in F_v/F_m between different water treatments after full dark adaptation at night, however, NPQ of leaves increased, $Y(II)$ and qP decreased as the degree of water deficit intensifies, indicating that leaves were subjected to temporary light stress at noon. The moving leaves have higher NPQ and smaller $\cos(i)$ at noon, which reduces the damage of the optical system of the leaves. Under different water deficit, the photosynthetic rate of moving leaves at any time of day was greater than or equal to that of horizontal fixed leaves. (2) In the canopy with the same leaf area index (LAI), the canopy light interception rate of the moving leaf population was higher than that of the fixed leaf population during the morning (8:00-12:00) and afternoon (16:00-18:00) periods, and the opposite was true during the noon period (12:00-16:00). With the increase of water deficit, LAI of cotton canopy decreased, and the influence of leaf movement on canopy light

interception increased. Under different water deficit, the photosynthetic rate of the moving leaf population was greater or equal to that of the horizontal fixed leaf population at any time of day, and the effect of leaf movement on the increase of photosynthetic rate was more significant in the morning. (3) Under different water deficit conditions, the cumulative light interception of the moving leaf population in the morning and afternoon was greater than that of the horizontally fixed leaf population, and the cumulative light interception of the moving leaf population at noon was smaller than that of the horizontally fixed leaf population, while the population photosynthetic rate, canopy light use efficiency and radiation use efficiency of the moving leaf population at different times of the day were greater than that of the horizontally fixed leaf population. With the increase of water deficit, the biomass of moving leaves after 40 days of horizontal fixation was 11.8%, 33.9% and 30.9% higher than that of horizontal fixation. When the leaves were fixed continuously until harvest, the seed cotton yield increased by 3.6%, 4.5% and 6.8%, respectively.

[Conclusion] (1) Under the condition of proper water deficit, cotton enhanced its light-trapping regulation ability through leaf movement. Under the condition of mild water deficit, cotton enhanced the degree of leaf heliotropism and increased light energy capture by adjusting leaf movement in the morning when cotton plant had better water state. However, the heliotropism of the blade is weakened at high noon when the temperature and light are strong, and the damage of the optical system of the blade is avoided. (2) Under water deficit condition, cotton optimized canopy light distribution through leaf movement and increased population photosynthesis. Under different water deficit conditions, cotton increased the canopy light interception rate in the morning and afternoon by adjusting the leaf movement, but decreased the canopy light interception rate at noon, so as to maximize the population photosynthesis of one day. With the increase of water deficit, the leaf area index of cotton decreased, which made the regulation effect of leaf movement on canopy light environment and population photosynthesis more significant. (3) The biomass and yield of cotton were improved by increasing the light energy use efficiency through leaf movement under water deficit. Under different water deficit conditions, cotton optimized the population photosynthetic period by adjusting leaf movement, increased canopy light energy use efficiency and radiation use efficiency, and finally increased cotton plant biomass and yield. With the increase of water deficit degree, cotton leaf movement played a greater role in maintaining yield.

Key words: Cotton; Leaf movement; Water deficit; Canopy light distribution; Population photosynthetic

目 录

摘 要.....	I
Abstract.....	III
目 录.....	V
缩略词表.....	VIII
第 1 章 绪论.....	1
1.1 研究背景与意义.....	1
1.2 国内外研究进展.....	2
1.2.1 叶片运动类型与描述方法.....	2
1.2.2 叶片运动对光合作用的影响.....	4
1.2.3 叶片运动对冠层光分布的影响.....	6
1.2.4 叶片运动对群体光合的影响.....	7
1.3 研究内容与技术路线.....	9
1.3.1 研究内容.....	9
1.3.2 技术路线.....	9
第 2 章 不同水分亏缺下棉花叶片运动特性及对叶片光合作用的影响.....	11
2.1 材料与方法.....	11
2.1.1 试验地概况.....	11
2.1.2 试验设计.....	12
2.1.3 测定项目及方法.....	12
2.1.4 统计分析及数据处理.....	14
2.2 结果与分析.....	15
2.2.1 棉花叶片感夜运动.....	15
2.2.2 棉花叶片向日性运动.....	16
2.2.3 叶片光合和荧光参数的日变化.....	19
2.3 讨论.....	22
2.3.1 棉花叶片感夜运动与横向日性运动共同调节叶片光合作用.....	22
2.3.2 棉花叶片横向日性运动并不能使一天的光能捕获最大化.....	23

2.3.3 水分亏缺下棉花叶片增加上午的光能捕获而减少中午的光能捕获	23
2.4 本章小结	24
第3章 不同水分亏缺下棉花叶片运动对冠层光分布及群体光合速率的影响	25
3.1 材料与方法	25
3.1.1 试验地概况	25
3.1.2 试验设计	25
3.1.3 测定项目及方法	26
3.1.4 统计分析 & 数据处理	28
3.2 结果与分析	28
3.2.1 一天中不同时段冠层光分布的变化	28
3.2.2 冠层不同部位叶片水势的日变化	30
3.2.3 冠层不同部位叶片净光合速率的日变化	31
3.2.4 群体光合速率的日变化	33
3.3 讨论	34
3.3.1 水分亏缺条件下棉花最大群体光合作用适宜期提前	34
3.3.2 棉花通过叶片运动优化冠层光分布增加群体光合减少水分胁迫造成的碳损失	34
3.4 本章小结	36
第4章 不同水分亏缺下棉花叶片运动对群体光能利用效率及生物量和产量的影响	37
4.1 材料与方法	37
4.1.1 试验地概况	37
4.1.2 试验设计	37
4.1.3 测定项目及方法	38
4.1.4 统计分析 & 数据处理	39
4.2 结果与分析	39
4.2.1 棉花冠层累积光截获量与冠层累积碳同化量	39
4.2.2 棉花群体光能利用效率	40
4.2.3 棉株干物质分配及产量	42
4.3 讨论	45
4.3.1 不同水分亏缺下棉花叶片运动增加群体光能利用效率	45
4.3.2 水分亏缺下棉花叶片运动增加棉铃干物质占比减少产量损失	46

4.4 本章小结	46
第 5 章 研究结论及展望	47
5.1 论文主要结论	47
5.2 论文创新点	47
5.3 研究展望	48
参考文献	49
致谢	57
作者简介	58
石河子大学硕士研究生学位论文导师评阅表	59

缩略词表

英文缩写	英文全称	中文名称
A _N	Net CO ₂ assimilation rate	净 CO ₂ 同化速率
CAP	Canopy apparent photosynthesis rate	群体光合速率
ETR	Electron transport rate	电子传递速率
FIPAR	The fraction of photosynthetically active radiation interception	光合有效辐射截获率
Fv/Fm	Maximum quantum efficiency of PSII	最大光化学效率
LAI	Leaf area index	叶面积指数
LMA	Leaf mass per unit area	比叶重
LUE	Light use efficiency	光能利用效率
NPQ	Non-photochemical quenching	非光化学淬灭系数
PAR	Photosynthetically active radiation	光合有效辐射
PS II	Photosystem II	光系统 II
qP	Photochemical quenching	光化学淬灭系数
Y(II)	Quantum efficiency of PSII	PSII 实际光化学量子效率

第1章 绪论

1.1 研究背景与意义

光合作用为地球生物圈内几乎所有生物的生存和繁衍提供必需的食物、能量和氧气。叶片是植物光合作用的主要场所，植物叶片为适应不同环境以维持较高的碳同化，进化出多种机制（张其德, 2001）。

长期处于不同光环境下的植物叶片，其解剖结构和氮素向光合机构分配的比例均具有差异（Xu et al., 2021），这种适应光环境的叶片发育特性有利于维持高光能利用率。自然条件下环境是不断变化的，植物叶片也具有快速响应多变环境的机制，如叶片运动、气孔运动、叶绿体运动等（许大全等, 2016）。一些植物叶片可通过改变叶片取向而直接改变叶片的受光角度，引起光合作用的变化（Yao et al., 2018）。环境诱导的植物叶片运动是多样的，按照对环境的响应来分可将植物叶片运动分为与环境刺激方向有关的向性运动，如向光性、向地性；和与刺激方向无关的感性运动，如感光性、感震性（张其德, 2002）。植物叶片运动主要通过改变叶面与太阳光线间的角度影响光能截获。因此对叶片运动的描述主要通过叶片法线与太阳光线的夹角（ i ）来衡量（Ehleringer et al., 1987; Nilsen et al., 2018; Feng et al., 2022）。

冠层是植物群体截获光合有效辐射（PAR）的载体。叶片是冠层的重要组分，对植株个体和群体光合能力具有显著的调节作用，作物冠层内叶片数量的多少、叶面积的大小、叶片倾角的大小直接影响着植物的实际光合作用面积（Gutschick et al., 1988; Niinemets et al., 1998）。对于密植作物而言，倾角大的叶片更直立，正午冠层内部透光性好，有利于增强作物的耐密性，提高光能利用效率（Falster et al., 2003; Xu et al., 2021）。而具有叶片运动特性的作物，叶片的取向可随环境变化而快速调节叶片受光姿态，改善叶片表面的光温微环境，进而影响叶片及群体的光合作用（Ehleringer et al., 1989; Niinemets et al., 2002）。相对于叶片角度固定的植物来说，叶角快速变化的植物可能具有更高的环境适应能力，可最大化光能的利用。

研究表明，在一些苜蓿类豆科作物中，叶片运动对冠层结构及冠层光分布产生显著的调控作用（Travis & Reed, 1983; Reed, 1987）。棉花（*Gossypium hirsutum* L.）具有明显的横向日性运动特性（Thanisawanyangkura et al., 1997; Zhang et al., 2009），且轻度水分亏缺下叶片运动增强（Yao et al., 2016a）。然而，水分亏缺下棉花叶片运动产生了怎样的适应性变化，以及这些变化对棉花冠层光环境是否有调控作用尚不明确。

因此,在不同水分亏缺条件下,开展棉花叶片运动对冠层光分布及群体光合影响的研究,对丰富棉花节水高产栽培及棉花高光效冠层构建的理论具有重要意义。

1.2 国内外研究进展

叶片是植物光合作用的主要场所,植物叶片运动对叶表面光温微环境及冠层光分布具有调节作用。不同环境条件下植物可通过改变叶片取向调节叶片入射角以适应环境的变化。研究显示,不同植物叶片向日性运动对叶片表面光照调节可达30%-60% (Ehleringer et al., 1980; Ludlow et al., 1984; Gamon et al., 1989; Pastenes et al., 2005)。向日性叶片相对于水平固定叶片,一天的光合碳同化量将增加10%-30% (Mooney et al., 1978; Falster et al., 2003; Greer et al., 2009)。因此研究植物叶片向日性运动对作物高产栽培理论与技术构建及高光效品种选育具有重要意义。下文对前人有关植物叶片运动的研究进展进行综述,并提出本研究拟解决的科学问题。

1.2.1 叶片运动类型与描述方法

1.2.1.1 叶片运动类型

植物为了适应多变的环境以更好地生存,进化出了多种运动形式,如向光性运动 (Darwin et al., 1880; Vandenbrink et al., 2014)、感夜性运动 (Apelt et al., 2017; Steed et al., 2021)、感温性运动 (Martijn et al., 2021)、偏上性运动 (Lee et al., 2008)、偏下性运动 (Pierik et al., 2014)、向重力性 (Hashiguch et al., 2013) 及负向重力性运动 (Okamur et al., 2013) 等,其中叶片向日性运动和叶片感夜性运动由于对环境变化响应速度快、叶角调节幅度大等特点,对作物光合作用影响最大。

叶片的感夜性运动是指植物的叶片随昼夜变化而发生24 h周期性的上举和下垂的运动,这种节律由植物内部的一种生物钟所控制,它可以感知昼夜的差异,并通过叶片运动来适应这一变化。前人对植物叶片感夜运动的研究认为,叶片在白天趋于叶面水平,而在晚上下垂合拢,这有利于白天捕获更多的光促进光合作用 (Minorsky et al., 2018)。目前对植物叶片感夜运动功能有几种假说,包括:改善植物的温度条件,增加叶片的耐寒性 (Darwin et al., 1880); 夜间叶片的直立易清除叶表面的水分,有利于白天光合快速启动 (Forseth et al., 1990; Dean et al., 1978), 抑制昆虫对叶片的啃食伤害 (Grubb et al., 2007) 等。但目前植物叶片感夜运动的功能及其演化意义仍未明确。

植物叶片的向日性运动分为,叶面趋于与入射光线垂直的横向日性运动和叶面趋于与入射光线平行的偏向日性运动 (Forseth et al., 1990)。前人研究表明,具有横向日

性运动的叶片能够增加光能的捕获，进而提高叶片温度，促进光合碳同化（Nilsen et al., 2018）。虽然这种运动会捕获更多的光辐射，但也可能增加叶片的光抑制风险。然而，对棉花叶片的研究表明，叶片的横向日性运动在一天中并不会增加叶片的光抑制程度（Zhang et al., 2009）。太阳光线直射下叶片温度会迅速增加，从而增强了叶片的蒸腾作用，高光强下大豆叶片偏向日性运动增加可减少光热胁迫（Feng et al., 2022）。在高温、干旱、高盐等非生物胁迫下，植物为减少水分过度散失也会增强偏向日性运动（Kao et al., 1992a; Levizou et al., 2016; Feng et al., 2019）。

1.2.1.2 叶片运动描述方法

植物叶片运动状态影响光合作用，主要是由于叶片接受太阳光线的角度变化会直接影响叶片对光合有效辐射的截获。因此，植物叶片向日性运动主要通过叶片法线与太阳直射光线之间的入射角来描述（Fu et al., 1986）。对于入射角的计算有两种方法，一种是通过叶片方位角、叶片方向角、叶片悬挂角计算出叶片法线在水平面上投影的方位角和叶片法线倾角，再用叶片法线在水平面上的投影的方位角、叶片法线倾角与太阳方向角和太阳天顶角结合计算入射角（Thanisawanyangkura et al., 1997）。

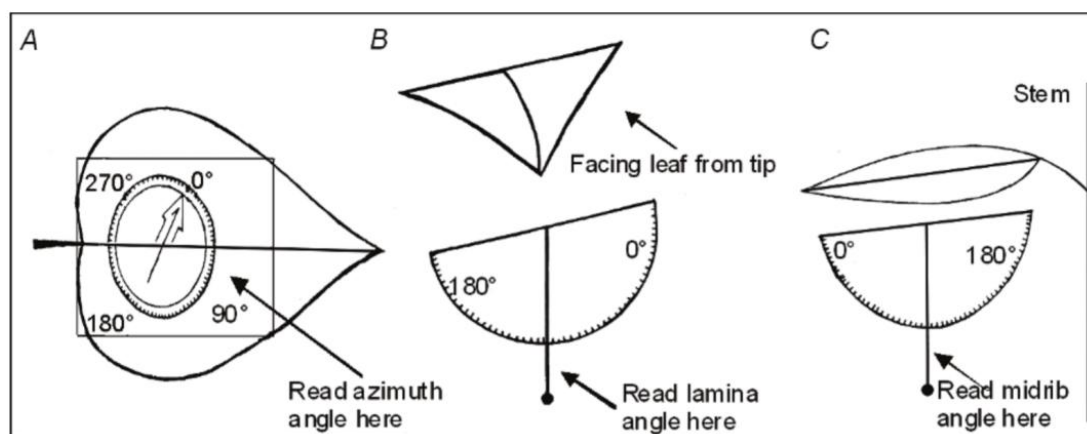


图 1-1 叶片方位角 (A)、方向角 (B)、悬挂角 (C) 测定方法示意图 (张守仁, 2001)

Fig. 1-1 Diagram for measurement of leaf orientation. (A) azimuth angle; (B) lamina (directional) angle; (C) midrib angle

叶片方位角：叶尖端与指北针（北向）方向的夹角，正东为 90°、正南为 180°、正西为 270°。

叶片方向角：以叶中脉为轴，叶片顺时针旋转角度，叶片水平时为 0°。

悬挂角：叶中脉垂直运动离开水平面的角度。

另一种方法是通过直接测定叶片法线在水平面上的投影的方位角和叶片法线倾角，结合太阳方位角和太阳天顶角计算入射角（Ehleringer et al., 1987）。第一种方法测定操作简单，但测定角度过多测定速度慢，无法进行大量叶片的测定研究，第二种方法测定角度较少但主要运用指北针通过目测的方法测定，测定数据误差较大。

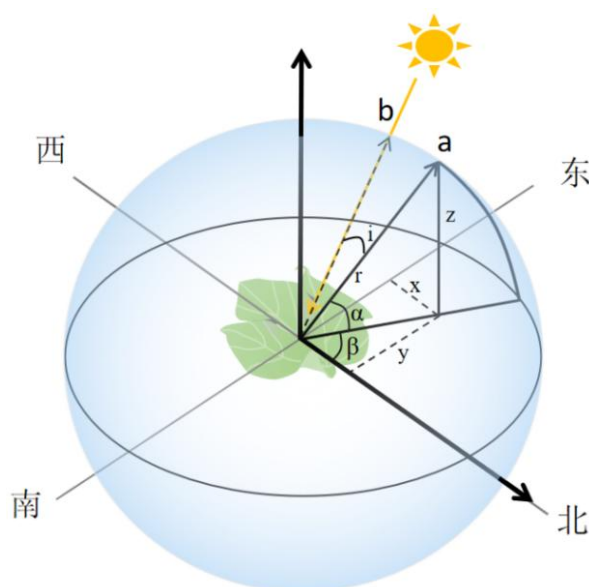


图 1-2 叶片朝向与太阳光线相对位置示意图

Fig. 1-2 Schematic diagram of the relative position between blade orientation and solar ray direction

入射角余弦值 $\cos(i)$ 可以用来指示叶片与太阳的相对位置关系即向日性程度，当叶片垂直于太阳直射光线时，入射角余弦等于 1，当叶片平行于太阳光束时等于 0。从光截获角度看，叶片 $\cos(i)$ 值越大，向日性越好，其截光能力越强；从透光率看，叶片 $\cos(i)$ 越小，向日性越差，透光率越好。因此，测定冠层不同高度叶片的 $\cos(i)$ 可以用于衡量叶片一天内不同时间的叶片向日性及冠层透光能力。

一些具有叶枕的掌状复叶的植物同时具备横向日性运动和偏向日性运动，能够响应叶水势、温度和光，从而实现了对光截获的精细控制（Forseth et al., 1982）。豆类作物，如菜豆和大豆，在一天中的大部分时间内保持入射角余弦在 0.5-0.8 之间（Berg et al., 1986; Fu et al., 1989; Kao et al., 1992a）。

1.2.2 叶片运动对光合作用的影响

1.2.2.1 增加叶片对光能的利用

植物叶片光合作用与光照强度、温度、光合面积、光合时间等因素有关。叶片角度的改变将直接影响光截获，叶片朝向与太阳光线的相对位置关系会影响叶片受光面积和受光强度。植物具有横向日性运动的叶片可通过增加光照强度和截光面积，使一天的光截获量最大化（Nilsen et al., 2018）。研究表明，植物具有横向日性运动的叶片平均每天累积截获光辐射比随机方位固定叶片多约 30%-40%（Ehleringer et al., 1980）。然而，叶片光合生产由光强和叶片自身光合能力共同决定，即光响应曲线所决定。相对于水平静止的叶片，具有高光饱和点的横向日性运动叶片增加一天总光合产量的优