

棉花耐涝害的生理生化特征与分子机制研究进展

李成林¹, Mienandi Nkodia Jessica Maguy¹, Anane Gideon Owusu¹, 马晓昕¹, 周克海², 马雄凤², 杨代刚², 高俊山^{1*}

(1. 安徽农业大学生命科学院, 安徽合肥 230036; 2. 中国农业科学院棉花研究所, 河南安阳 455000)

摘要 在我国长江中下游地区的棉花种植区域, 由于受到长时间梅雨季和强降雨的影响, 棉花在生长发育时期容易受到涝害胁迫, 棉花的生理生化特征和分子机制都发生了变化, 植株地下部分缺氧使地上部分的干物质合成受阻, 导致棉花产量和品质严重下降, 这成为当前长江流域棉花产业稳定的一大问题。综述了涝害对棉花生理生化特征以及品质产量的影响, 并进一步分析了棉花耐涝的分子机制, 为棉花耐涝种质资源筛选和新品种选育提供了理论依据。

关键词 棉花; 涝害; 胁迫; 生理生化特征; 机制

中图分类号 Q945.78 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)04-0016-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.04.005



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress on Physiological, Biochemical Characteristics and Molecular Mechanisms of Waterlogging in Cotton Tolerance

LI Cheng-lin, Mienandi Nkodia Jessica Maguy, Anane Gideon Owusu et al (School of Life Sciences, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036)

Abstract In the cotton growing areas in the middle and lower reaches of the Yangtze River, due to the influence of heavy rainfall in the plum rain season for a long time, cotton suffered waterlogging stress during the growth and development period. The physiological, biochemical and molecular mechanisms of cotton have changed. The hypoxia in the underground part of the plant blocked the synthesis of dry matter in the aboveground part, resulting in the serious decline of cotton yield and quality, this had become a major problem of cotton industry stability in the Yangtze River Basin. The effects of waterlogging on the physiological and biochemical characteristics, yield and quality of cotton were summarized. The molecular mechanism of waterlogging tolerance of cotton was further analyzed, which provided theoretical basis for the selection of waterlogging tolerant germplasm resources and the breeding of new cotton varieties.

Key words Cotton; Waterlogging; Stress; Physiological and biochemical characteristics; Mechanism

棉花的涝渍灾害主要是受降雨气候条件的影响, 长江流域棉花在生长季会经历多个强降雨时期, 尤其是在梅雨季6—7月中旬期间受到长时间降雨的影响, 而此时棉株正好是苗期到蕾期, 棉花花铃期也会遭受夏季8月的强降雨, 导致棉花的正常生长发育遭受严重的涝害。在长江中下游地区, 由于其地理位置原因, 有些城市的地下水位过高或者是土壤排水受阻, 在受到强降雨后, 经常发生涝渍害。渍害是指田间持水量低于土壤含水量, 土壤中水分过于饱和, 棉花根系全部处于沼泽化的土壤中。涝害是指土壤中水分含量达到峰值, 田间地面严重积水, 棉株局部或者整株遭受淹没。受到涝渍灾害的棉花, 其生长发育受到严重制约, 导致减产及品质下降。拟综合分析棉花忍耐涝渍胁迫的生理生化适应性变化和分子机制, 以期为进一步筛选耐涝种质资源和选育耐涝棉花新品种提供有效方法和理论依据。

1 涝害对棉花生长发育的影响

1.1 涝害对细胞膜的影响 植株受到淹水胁迫, 体内的代谢受到影响, 细胞膜会受到较大程度的破坏, 并且随着淹水胁迫时间和深度的增加, 受到的伤害也会增大^[1]。淹水后植株的液泡和叶绿体的质膜都出现了形态上的变化, 随着淹水时间的增加液泡膜内陷逐渐加剧, 液泡膜与细胞质随之分离, 直到液泡膜破裂。淹水初期6 h 叶绿体膜开始局部破裂, 随淹水时间的加长双层膜逐渐降解, 内部的基质类囊体膜空

泡化加剧, 并出现明显的解体, 膜内物质流出, 严重时导致细胞死亡^[2]。唐凌凌等^[3]研究表明细胞膜作为植株内物质转运和分配的重要结构, 在受到淹水胁迫后通透性增大, 电解质出现外渗的现象, 外液电导率也随之增大。

1.2 涝害对棉株农艺性状的影响 棉株在受到涝渍胁迫后, 最先通过直观观测方式发现变化的是棉株的农艺性状。棉花在涝渍胁迫后, 光合作用开始减弱, 叶绿素合成能力下降且叶绿素含量减少, 叶片颜色逐渐发黄。涝渍胁迫还会使棉株根系活力下降, 根冠比下降, 导致棉株的株高降低和叶面积减小等性状上的变化^[4]。而棉花根因涝渍胁迫, 导致营养生长受阻, 使后期的生殖生长不足, 从而使棉花产量减少。

1.3 涝害对棉株根系的影响 棉株根系处于淹水状态下, 有氧呼吸将降低, 土壤中的氧气因淹水而严重亏缺, 因此淹水后的根系生理代谢活动将受到较大的影响^[5], 根系活力在低氧环境下, 呼吸代谢参与的中间产物和代谢产物同样会受到影响。研究表明, 植株的淹水深度不同, 根系活力下降幅度不同, 在淹水深度20 cm时, 根系活力下降幅度最大, 与对照组比较下降幅度接近90%^[6]。根系处于淹水状态时, 其对植株生长发育的营养吸收有所抑制, 严重情况下根系会出现坏死的现象。棉株根系在淹水胁迫环境下, 根系形态也会发生变化, 如根毛增多等。任佰朝等^[7]研究发现, 植株根系在淹水后根系的长度与茎粗都显著减少, 同样根系干物质吸收减少, 根冠比减小, 地上部分的各个器官所需要的营养物质缺少, 导致植株的产量减少^[8]。

1.4 涝害对棉花光合生理的影响 棉株受到涝渍胁迫, 直接影响地下部分根系的生长, 导致地下部分矿物质吸收受阻和

基金项目 横向项目(KJ20200480)。

作者简介 李成林(1996—), 女, 重庆人, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理生化。*通信作者, 教授, 博士, 从事植物生理生化与分子生物学、细胞工程, 以及作物遗传育种等领域的研究。

收稿日期 2020-10-22

地上部分的营养供应不足等间接伤害^[9],棉株叶片 CO₂ 扩散气孔导度降低,随之出现光合作用和光合速率下降^[10-11]。光合作用是植株获得能量来源和物质的重要途径之一,植株叶片随涝渍胁迫时间的增加,其干叶产量逐渐减少^[12]。在涝渍胁迫时,乙烯含量的增加迫使叶绿素降解,叶绿素含量的下降导致叶片开始出现变黄、萎蔫、早衰脱落的现象(图 1)。植物在不同生长发育阶段受害胁迫时,其影响会有差异。研究表明荞麦早期淹水处理 72 h 后,叶绿素荧光降低到最低值,为 0.69,而后逐渐恢复至稳定,在荞麦最大营养生长阶段淹水处理 72 h,叶绿素荧光也达到最低值,为 0.78,随后解除淹水 1~4 d,叶绿素荧光趋于平稳^[13]。长期淹水下,植株叶片的捕光能力下降,光合作用受到制约^[14]。综上所述,植物在受到淹水 1 d 后,光合途径和光合作用均受到影响,而淹水导致植株在不同的生长发育阶段受到的淹水影响程度不同,如棉花在花铃期开始最大营养生长和生殖生长,此时也是对水分最为敏感的时期,叶绿素含量的降低使得光合作用受阻,植株不能正常发育,持续的涝害会严重影响植株,甚至出现死亡的现象。

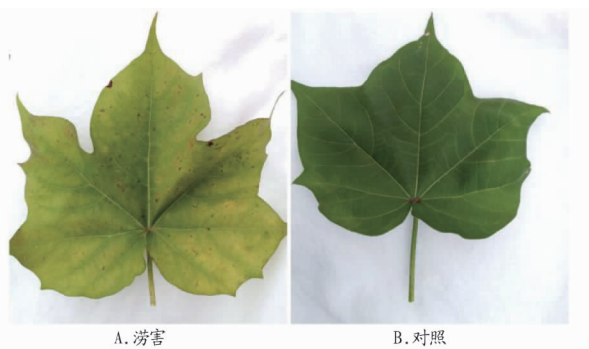


图 1 涝害胁迫后棉花叶片

Fig.1 Cotton leaves under waterlogging stress

1.5 涝害对棉花代谢途径的影响 当棉株受到涝渍胁迫时,土壤间隙空气减少,植株根系严重缺氧,各种酶保护体系受到胁迫损害从而致使质膜也受到破坏,植株代谢发生紊乱^[15]。棉株代谢途径在缺氧的情况下,有氧代谢途径受阻,三羧酸循环受限,无氧代谢的相关酶活性增加^[16],当有氧呼吸速率逐渐降低时,无氧呼吸开始产生大量有害产物乳酸和乙醇,无氧呼吸成为了植株获取 ATP 的重要来源,而无氧呼吸所产生的代谢产物只占有氧呼吸代谢产物的不到十分之一,使得棉株所需能量供应不足,根系主动运输无机盐的能力显著减弱,根系活力降低。研究表明,处理时间不同的植株根系,在淹水时间初期 4 d 左右开始出现显著的差异,当淹水处理 6 d 时,处理组与对照的根系活力相差达到 45%~50%,淹水时间越长,根系活力恢复能力则随之减弱^[17]。棉花根系直接受到淹水的影响,氧气不足使得自身代谢紊乱,呼吸产生的能量不足,使棉株正常生长发育,且根系活力可以作为衡量棉花忍耐涝渍能力的一个指标。

1.6 涝害对酶活性的影响 无氧呼吸产生的高浓度乙烯、乙酸和其他厌氧有毒害物质,都会对细胞代谢造成不利影响,涝渍胁迫下的根系在无氧条件下还会产生乙醇、乙醛等能物

质,从而破坏了植株体内活性氧代谢系统的平衡,活性氧的增加而活性氧清除剂减少^[18],使得膜脂过氧化程度加剧,对细胞膜造成严重的损害^[19]。刘旭等^[20]在对泡桐淹水胁迫下幼苗抗氧化酶活性影响一文中提出,淹水下 3 种泡桐品种中的抗氧化酶活性大多都呈现下降的趋势,除了表现出耐涝的品种,其淹水后 SOD 活性升高,可能是通过提高 SOD 活性来忍耐淹水胁迫所带来的伤害。

1.7 涝害对丙二醛(MDA)的影响 丙二醛(MDA)是细胞膜脂过氧化物最重要的产物之一。有研究表明,2 个玉米品种在淹水后 9~15 d 叶片中的 MDA 含量不断积累,使得叶片细胞膜和酶体系受到损害,与不淹水的对照组相比,MDA 含量最高增加达 104.47%,最低增加为 31.65%^[21]。处于淹水胁迫的棉花抗氧化酶活性受到影响开始大幅度下降,使活性氧积累,植物清除体内活性氧的能力减弱,棉叶衰老速度加快,并且淹水程度越大影响也越大,MDA 含量随之增多,导致细胞膜的选择透性增大和电解质外渗,进一步影响到其他生理生化代谢活动。

2 不同生育期棉花受害胁迫的影响

2.1 涝害对棉花苗期的影响 不同生育期的棉株对水分需求有所不同^[22],棉株苗期需水量是整个生育期最少的时期,而苗期正值营养生长,长江中下游的梅雨季对棉株的生长发育会产生较大影响^[23]。刘凯文等^[24]研究表明,棉苗淹水 3 d 后,棉叶的光合途径开始发生明显的变化,淹水处理 6 d 后棉株的棉叶 PSII 系统光合能力开始下降,棉叶的色素构成比例发生改变,水分胁迫后棉叶中叶黄素的含量开始增加,而叶绿素则大量分解。苗期涝害使植株保护性酶受到影响,棉叶叶绿素含量减少,光合途径受阻,对棉株的正常发育造成不利的影响。因此在棉花苗期受涝渍灾害后,要进行及时的排涝或补救措施^[25]。

2.2 涝害对棉花蕾期的影响 棉花的盛蕾期和花铃期是棉花品质和产量形成最为重要的时期,棉株在蕾期受到涝渍胁迫,光合作用产生的干物质减少^[26],导致植株的营养器官对养分的吸收能力减弱,生长发育受阻,从而影响到棉株的生殖生长^[27]。蕾期棉株在涝渍胁迫时,蕾数明显低于对照组,说明蕾期的结蕾数量受到一定的影响^[28]。

2.3 涝害对棉花花期的影响 棉花花期正处于生殖生长阶段,此时棉花遇到涝害则对棉株的开花产生影响^[29]。涝害胁迫时地下部分受到直接影响,地上部分所需的营养不足,因此抑制了棉株的开花,开花期推迟,脱落率增大。花期淹水对棉株铃重影响较大,并且所受涝害时间越长和涝害发生越迟对其产量损伤越大^[30]。棉株开花后正值棉铃和纤维生长发育阶段,淹水涝害胁迫导致棉铃重降低及棉纤维品质受到负面影响。因此在花期需要做好减涝措施,来减少涝害给棉花品质产量的负面影响。

2.4 涝害对棉花铃期的影响 7 月上旬到 8 月底是棉花的开花结铃生长发育阶段,同时也是棉花品质产量形成的关键时期,因此涝渍胁迫会对棉花品质产量造成较大的影响^[31]。张文英等^[32]研究表明,棉株花铃期受到涝渍胁迫后,棉株的

农艺性状和产量均受到明显的影响,从试验结果看,各处理棉株与对照相比,株高明显低于对照组,依次降低了17.1、18.2、19.5 cm,且第一果节位呈上升趋势,淹水处理棉株的总果枝节数减少,脱落率增大,产量指标降低^[33]。

3 涝害对棉花品质产量的影响 棉花在不同生育期会经历不同程度的淹水,不利的生长环境对棉花的生理代谢造成影响,导致棉花产量减少,并降低了棉花的品质^[34]。近10年,苗期和花铃期不同程度的持续涝渍灾害,使棉花产量减产50%左右。试验结果表明,棉花在苗期多次受涝,受涝时间10 d左右,现蕾期、花铃期多次受涝且时长均在10~15 d,都对棉花产量造成了严重影响,减产量达28%以上,不同时期的棉花受涝次数越多且时间均大于5 d,棉花的减产幅度将达45%左右^[35]。在长江中下游地区,持续的强降雨时期也正好是棉花生长发育的开花到吐絮时期,淹水导致棉株结铃率和铃重降低,棉花产量受到严重制约。有研究发现,对棉花蕾期淹水处理后,棉花的品质如纤维长度、整齐度等都明显低于对照组^[36],这是因为棉花在生长发育过程中,涝渍使光合速率降低,导致棉花纤维合成率降低,从而影响到棉纤维强度和马克隆值^[37-38]等品质指标。有试验表明,棉株在涝害胁迫后的产量指标均受到影响,通过对棉株分别淹水处理5、8 d,每日淹水处理的棉花减产达6.22%^[39]。棉花产量减少是因为淹水在对棉花生长发育的关键时期造成的负面影响,地下部分为地上部分提供营养不足,而棉花生殖生长所需要的干物质也不足,导致棉花减产降质。

4 棉花涝害胁迫的适应机制

4.1 根系适应机制 棉花在受到涝渍胁迫时,为了适应环境会发生相应的反应,从而能在胁迫环境下继续生长发育^[40]。棉株在受到涝害时,较多的初生根会出现坏死的现象,叶片气孔关闭,CO₂扩散的气孔阻力增大^[41]。涝渍胁迫环境下土壤氧气减少,使棉株根系的生长活力受到严重阻碍。根系孔隙率增加和根系密度降低,通气根和茎逐渐增粗,细胞排列疏松,细胞间隙增大,从而促进根系的生存,同时有助于养分的吸收^[42-43],不定根根尖细胞具有较强的分裂能力和生理活性,从而代替死亡的初生根来保障植物的基本生产需要^[44]。

4.2 生理生化适应机制

4.2.1 光合生理下降。棉株在淹水环境下根系严重缺氧,间接性地影响到光合作用,叶片气孔开始关闭,CO₂气体的扩散受阻,光合速率迅速降低^[45]。研究表明,涝渍胁迫导致叶绿素含量下降,净光合速率减慢,涝渍胁迫结束后,净光合速率降低速度减慢,随后逐渐恢复升高^[46]。棉株的呼吸作用也在涝渍胁迫后受到较大的影响,棉株根系缺氧使棉株进行无氧呼吸,从而形成大量有毒物质,致使根系逐渐变黑,严重时甚至会腐烂,从而筛选并培育耐涝棉花品种,提高棉花抵抗逆境能力,减轻水涝给棉花带来的伤害。

4.2.2 酶活性变化。涝渍胁迫环境下,植物的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等酶活性会随着胁迫时间的不同而受到不同程度的影响^[47]。王丽

等^[48-49]研究表明,棉株随着涝渍胁迫时间的推移,SOD活性呈下降趋势,POD活性逐渐升高,到淹水处理第5天达到最大值,随后开始下降,这也是筛选耐涝品种的鉴定方法之一。

5 分子机制

棉花遭受淹水胁迫时,影响到棉株生理生化代谢过程中相关基因表达。通过对棉花淹水处理4 h,根部有1 012个基因的表达发生了变化,而叶片中也有1 305个基因表达在淹水后24 h同样发生了变化^[50]。另外,转录因子在基因表达蛋白质的调控中,对棉株在逆境胁迫下的生长发育发挥了重要作用。有文献报道,在棉花根部也发现8个*GhERF*基因在受涝害胁迫时诱导表达量升高^[51]。邹甜^[52]在棉花涝渍关键基因鉴定中发现*MDH1*、*At4g29360*、*Ubqln1*、*PME7*这4个基因与棉花耐涝渍有着密切的关联。目前对棉花涝渍相关基因的研究还需要进一步探析。

6 小结与展望

涝害胁迫是影响棉花产质量的主要自然因素之一,而筛选或培育耐涝品种是有效保障棉花品质和产量的方法。

涝害胁迫使棉株的农艺性状发生改变,根部首先受到胁迫伤害,淹水下氧气减少,根部的正常代谢途径发生变化,无氧呼吸产生的有毒物质对根部造成二次伤害,棉株不能正常生长发育,植株整体表现出营养不足、植株矮小。因此,根部为了适应胁迫环境发生形态上的变化,根部根毛和通气组织增多,生成不定根。抗涝棉株品种首先表现在形态上,株高和叶片等指标受影响小的可以初步判断为耐涝棉花品种。

淹水胁迫对棉花生理生化的各个指标均造成负面影响。水分胁迫下棉株生理生化适应机制发生改变,今后可以将抗氧化酶中的各种酶是否存在相互关联作为新研究方向进行探讨分析。不同品种棉株存在差异,在涝渍胁迫后表现出不同程度的影响,可能会表现在农艺性状上,也可能会表现在产量品质上,所以筛选耐涝棉花品种需要对各个指标进行综合分析。

目前国内外对棉花分子机制相关研究较少,而分子机制的研究是筛选和培育抗涝棉花品种的关键步骤之一,因此对抗涝棉花品种的鉴定和筛选需要从分子水平进行解析,对初步筛选出的耐涝和不耐涝棉花品种进行基因差异表达分析,找到抗涝相关基因,并且将耐涝棉品种基因转入到敏感品种中,可以提高棉花的耐涝性。以往的研究者大多从栽培管理方面对棉花涝害进行修复,而在以后的生产实践中,根据棉株在淹水胁迫后所表现出的涝害反应,采取适当的补救措施,如对于在不同生育时期受涝害的棉株,可采用营养素喷洒叶面进行补救,将胁迫造成的伤害降到最低。同时确定快速鉴定耐涝棉花品种的方法,将有优势、耐涝基因的棉株杂交培育出新品种,为今后的棉花耐涝性研究提供新的研究理论基础。

参考文献

- [1] 刘晓慧,伍海兵,张圣美,等.淹水胁迫对丝瓜幼苗生长及呼吸酶活性的影响[J].江西农业学报,2020,32(3):48-54.
- [2] 魏和平,利容干,王建波.淹水对玉米叶片细胞超微结构的影响[J].植物学报,2000,42(8):811-817.

- [3] 唐凌凌,姜开朋,王明利,等.涝渍胁迫对林木生长及生理生化等影响的研究概述[J].江苏林业科技,2020,47(3):42-45.
- [4] 于斌,朱进,周国林,等.淹水胁迫对丝瓜和苦瓜幼苗形态及不定根解剖结构的影响[J].中国蔬菜,2018(4):37-42.
- [5] 李志霞,秦嗣军,吕德国,等.植物根系呼吸代谢及影响根系呼吸的环境因子研究进展[J].植物生理学报,2011,47(10):957-966.
- [6] 周鑫,喻秀艳,张昭昇,等.涝渍胁迫对桉树幼树不同功能根系生理生化特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(12):95-103.
- [7] 任佰朝,张吉旺,董树亭,等.淹水胁迫对夏玉米产量和根系生长发育的影响[C]//中国作物学会.2014年中国作物学会学术年会论文集.北京:中国作物学会,2014:129.
- [8] PHUKAN U J, MISHRA S, SHUKLA P K. Waterlogging and submergence stress: Effects and acclimation[J]. Critical reviews in biotechnology, 2016, 36(5):956-966.
- [9] CHOI B H, BHUSAL N, JEONG W T, et al. Waterlogging tolerance in apple trees grafted on rootstocks from G, CG, and M series[J]. Horticulture, environment, and biotechnology, 2020, 61:685-692.
- [10] 杨威,朱建强,吴启侠,等.涝害和高温下棉花苗期的生长生理代谢特征[J].农业工程学报,2015,31(22):98-104.
- [11] WANG C Y, ISODA A, LI M S, et al. Growth and Eco-physiological performance of cotton under water stress conditions[J]. Agricultural sciences in China, 2007, 6(8):949-955.
- [12] 任广喜,刘相阳,石岩.涝害对甜叶菊光合及单株干叶产量的影响[J].中国糖料,2012(1):6-9.
- [13] CHOI J Y, CHO S W, CHUN J B, et al. Morpho-physiological response of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) to flooding stress at different growth stages[J]. Journal of crop science and biotechnology, 2021, 24:41-49.
- [14] 王寒,高敏,金梦灿,等.淹水胁迫对玉米苗期根系形态与养分吸收累积的影响[J].安徽农业大学学报,2018,45(3):538-544.
- [15] 汪贵斌,蔡金峰,何肖华.涝渍胁迫对喜树幼苗形态和生理的影响[J].植物生态学报,2009,33(1):134-140.
- [16] 高兰阳,李洪泉,陈涛,等.植物对涝渍响应的研究进展[J].草业与畜牧,2010(2):1-5.
- [17] 丁慧芳,杨文莉,代红军,等.淹水对‘美乐’葡萄光合作用及根系生理特性的影响[J].中外葡萄与葡萄酒,2020(2):9-14.
- [18] 吴江,吴家胜.淹水胁迫对杨桐幼苗生理生化性质的影响[J].东北林业大学学报,2015,43(4):34-36.
- [19] 张阳,李瑞莲,周仲华,等.涝渍胁迫对棉花蕾期生理生化响应的研究[C]//中国棉花学会.中国棉花学会2013年年会论文集.安阳:《棉花学报》编辑部,2013:222-228.
- [20] 刘旭,罗桂杰,陈芬,等.淹水胁迫对不同品种泡桐幼苗生长及生理生化特性的影响[J].江西农业学报,2020,32(3):65-69.
- [21] 田礼欣.涝渍胁迫对玉米农艺性状、生理特性及产量的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [22] CAO G, WANG X G, LIU Y, et al. Effect of water logging stress on cotton leaf area index and yield[J]. Procedia engineering, 2012, 28:202-209.
- [23] 刘会宁,李聪,朱建强.涝渍胁迫对苗期棉花生长的影响及涝后修复技术研究[J].长江大学学报(自然科学版),2019,16(12):88-92.
- [24] 刘凯文,苏荣瑞,朱建强,等.棉花苗期叶片关键生理指标对涝渍胁迫的响应[J].中国农业气象,2012,33(3):442-447.
- [25] 徐道青,郑馨峰,王维,等.棉花遭受涝渍胁迫后的快速恢复技术[J].安徽农业科学,2016,44(25):24-27.
- [26] 刘凯文,朱建强,吴启侠.蕾铃期涝渍相随对棉花叶片光合作用与产量的影响[J].灌溉排水学报,2010,29(1):23-26.
- [27] 杨云.蕾花期涝渍胁迫后棉花(*Gossypium hirsutum* L.)恢复生长的生理机制研究[D].南京:南京农业大学,2011.
- [28] 邹鹏飞.蕾铃期涝渍胁迫对盆栽棉花生长发育的影响[D].武汉:华中农业大学,2016.
- [29] 杨富强,杨长琴,刘瑞显,等.不同生育期渍水对棉花恢复生长及产量的影响[J].江苏农业科学,2014,42(12):108-110.
- [30] 张培通.棉花盛花期不同时段发生涝渍的影响[J].农家顾问,2009(6):32.
- [31] 宋学贞,杨国正,罗振,等.花铃期淹水对棉花生长、生理和产量的影响[J].中国棉花,2012,39(9):5-8.
- [32] 张文英,朱建强,欧光华,等.花铃期涝渍胁迫对棉花农艺性状、经济性状的影响[J].中国棉花,2001,28(9):14-16.
- [33] 杨长琴,刘瑞显,张国伟,等.花铃期渍水对棉铃对位叶光合速率、物质累积及产量的影响[J].江苏农业学报,2015,31(4):732-736.
- [34] 张培通,徐兴华,杨长琴,等.涝渍对棉花产量及其构成的影响[J].江苏农业学报,2008,24(6):785-791.
- [35] 程伦国,朱建强,吴立仁,等.田间涝渍与棉花产量之间的关系[J].灌溉排水学报,2018,37(12):66-70.
- [36] 李乐农,郭宝江,彭克勤,等.洪涝对棉花产量及其品质的影响[J].作物学报,1999,25(1):109-115.
- [37] 胡宏标,张文静,王友华,等.棉纤维加厚发育相关物质对纤维比强度的影响[J].西北植物学报,2007,27(4):4726-4733.
- [38] 陈光琬,唐仕芳,霍红,等.土壤水分对棉花产量和纤维品质的影响[J].棉花学报,1992,4(1):33-40.
- [39] QIAN L, CHEN X H, WANG X G, et al. The effects of flood, drought, and flood followed by drought on yield in cotton[J]. Agronomy, 2020, 10(4):1-18.
- [40] LIU R X, YANG C Q, ZHANG G W, et al. Root recovery development and activity of cotton plants after waterlogging[J]. Agronomy journal, 2015, 107(6):2038-2046.
- [41] 王懋,刘登望,曾红远,等.作物涝害及耐性机理研究进展[J].作物研究,2013,27(3):284-287.
- [42] RYSER P, GILL H K, BYRNE C J. Constraints of root response to waterlogging in *Alisma triviale*[J]. Plant and soil, 2011, 343:247-260.
- [43] 魏和平,利容干.淹水对玉米不定根形态结构和ATP酶活性的影响[J].植物生态学报,2000,24(3):293-297.
- [44] 郑佳雯,何勇.瓜类作物耐涝性研究进展[J/OL].分子植物育种,2020-08-27[2020-10-16].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20200827.1457.006.html.
- [45] AHMED S, NAWATA E, HOSOKAWA M, et al. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging[J]. Plant science, 2002, 163(1):117-123.
- [46] 杨云,刘瑞显,张培通,等.阶段性涝渍后棉花叶片几个生理指标的恢复[J].江苏农业学报,2011,27(3):475-480.
- [47] SEYMEN M. How does the flooding stress occurring in different harvest times affect the morpho-PHYSIOLOGICAL and biochemical characteristics of spinach? [J/OL]. Scientia horticulturae, 2020, 275[2020-05-25].https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109713.
- [48] 王丽.棉花耐涝性适应机理研究[D].长沙:湖南农业大学,2014.
- [49] 张晓平,薛召东,郝冬梅,等.亚麻耐渍的生理机制研究初探[J].中国麻业科学,2007,29(3):169-172.
- [50] CHRISTIANSON J A, LLEWELLYN D J, DENNIS E S, et al. Global gene expression responses to waterlogging in roots and leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. Plant & cell physiology, 2010, 51(1):21-37.
- [51] 张小娟,汪双喜,李常凤,等.棉花涝渍胁迫的耐受及应答机制研究进展[J].中国农学通报,2017,33(33):16-26.
- [52] 邹甜.棉花耐涝渍关键基因的鉴定及表达验证[D].长沙:湖南农业大学,2017.