

两个品种转基因抗虫棉光合生理的 CO₂ 响应

孙彩霞^{1,*}, 郝健均¹, 王 杰¹, 缪 璐¹, 陈振华², 齐 华³

(1. 东北大学理学院, 沈阳 110004; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 3. 沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161)

摘要:栽培环境条件的改变会对转基因作物产生深远影响。以 2 种不同转基因棉花及其亲本对照为材料,研究了盆栽种植条件下不同棉花品种在蕾期和吐絮期光合生理特性 CO₂ 响应特征。结果表明,与各自的常规棉对照比较,两种转基因抗虫棉单叶净光合速率 CO₂ 响应的特征参数表观初始羧化效率 (CE)、表观暗呼吸速率 (R_d) 和最大净光合速率 ($P_{max,c}$) 虽有一定程度的变化,但其差异均未达到显著水平。在高 CO₂ 浓度范围内 ($>700\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$),转基因抗虫棉单叶净光合速率和水分利用率 (WUE) 的 CO₂ 响应曲线特征发生变化,且与品种及生育时期有关。两种转基因抗虫棉在不同生育时期的气孔导度 (G_s) 对 CO₂ 浓度的响应特征与其常规棉对照相似,短期 CO₂ 浓度增高对转基因抗虫棉的气孔导度没有显著性影响。

关键词:抗虫棉; 光合速率; 气孔导度; 水分利用率; CO₂ 浓度

Responses of photosynthetic physiological characteristics of two transgenic cotton (*Gossypium hirsutum* L.) varieties to CO₂ concentration

SUN Caixia^{1,*}, HAO Jianjun¹, WANG Jie¹, MIAO Lu¹, CHEN Zhenhua², QI Hua³

1 College of Sciences, Northeastern University, Shenyang 110004, China

2 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

3 Agronomy College, Agricultural University of Shenyang, Shenyang 110161, China

Abstract: Changes in environmental conditions could have an impact on genetically modified crops. The responses of photosynthetic physiological characteristics to CO₂ in mature cotton leaves of two transgenic cotton varieties (transgenic *Bt* cotton Z30 and transgenic CpTI-*Bt* cotton SGK321) and their non-transgenic parental counterparts (Z16 and SY321) were investigated under different CO₂ concentration conditions (0, 50, 75, 100, 200, 300, 400, 600, 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ and 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) at squaring and boll-opening stages. The results showed that the parameters of apparent initial carboxylation efficiency, the maximum net photosynthetic rate and apparent dark respiration rate that calculated by model fitting in two transgenic cotton varieties were not significantly altered compared with those in parental counterparts. The obvious changes of responses of net photosynthetic rate in single leaf and water use efficiency to CO₂ in *Bt* and CpTI-*Bt* transgenic cotton varieties were related to transgenic cotton genotypes and developmental stages at high CO₂ concentration (above 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$). At different developmental stages, no obvious differences in responses of stomatal conductance to CO₂ between transgenic cotton varieties and their parental counterparts were observed, suggesting that higher CO₂ concentration had no significant short-term effects on stomatal conductance of transgenic cottons.

Key Words: transgenic cotton; net photosynthetic rate; stomatal conductance; water use efficiency; CO₂ concentration

目前,大气中的 CO₂ 浓度正以每年 $1.9\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的速度增加,预计到 2100 年将达到 $700\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ^[1]。CO₂ 是光合作用的底物,其浓度的增高将有助于光合作用的增加,尤其是提高 C₃ 植物的生长速率、产量以及水

基金项目:辽宁省博士启动基金资助项目(20041008); 辽宁省科技攻关资助项目(2004201003); 国家自然科学基金资助项目(40101016)

收稿日期:2008-10-20; **修订日期:**2009-02-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: scxddd@yahoo.com.cn

分利用率^[2-3]。作为 C₃ 作物的棉花因其无限生长的特性而对 CO₂ 浓度等环境条件的变化的响应相当敏感^[4]。国内外的一些学者已经研究了棉花的株高、叶面积、生物量等生长和产量性状对长期 CO₂ 浓度增加的适应^[5-9]。但是关于棉花尤其是转基因抗虫棉光合生理特性对短期 CO₂ 浓度增加的响应研究甚少。光合作用是作物生长发育和产量形成的生理基础及作物生产力高低的决定性因素,同时,也是全球碳循环及其他物质循环的最重要环节。气孔是水汽和 CO₂ 进出的门户,是连接植物与生态系统碳循环和水循环的结合点。现有研究表明,转基因抗虫棉具有某些与常规棉不同的光合速率及日变化等光合生理特性^[10-13]。因而,本文对国内育成的两个品种转基因抗虫棉的净光合速率、气孔导度和水分利用效率的 CO₂ 响应特性进行了研究,通过对这些特性的理解,可为阐明转基因抗虫棉 CO₂ 适应机理提供相关理论依据。

1 材料与方法

1.1 棉花种植与管理

转 CpTI-Bt 双价抗虫棉 321 (SGK321) 及其受体对照棉石远 321 (SY321), 转 Bt 基因棉花中棉所 30 (Z30) 及其轮回亲本中棉 16 (Z16) 均由中国农业科学院棉花研究所种质资源室提供。盆栽种植, 每品种 6 盆, 每盆装风干土 15 kg, 出苗后每盆定苗 3 株。供试土壤为棕壤, 取自沈阳农业大学试验田。土壤含有机质 12.52 g·kg⁻¹、全氮 1.22 g·kg⁻¹、全磷(P₂O₅) 1.12 g·kg⁻¹、全钾(K₂O) 24.24 g·kg⁻¹、碱解性氮 106.37 mg·kg⁻¹、速效磷 15.92 mg·kg⁻¹ 和速效钾 143.29 mg·kg⁻¹, pH 5.72。每盆一次性施入尿素 1.25 g 和 KH₂PO₄ 0.97 g 作为底肥。其他栽培管理按照常规方式进行。分别在棉花的蕾期和吐絮期测定。

1.2 测定方法

选取生长健康、代表性强的 5 盆棉花, 在晴天上午光照充足且光强相对稳定时间内用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合系统分析仪测定主茎上部最大展开叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{molH}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(E_m , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和胞间二氧化碳浓度(C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。在测定过程中, 光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 设定为 $600\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 参比室 CO₂ 浓度(C_r , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 设定为 0, 50, 75, 100, 200, 300, 400, 600, 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 共 10 个水平。测定采用自动程序运行, CO₂ 浓度由 LI-6400 的 CO₂ 泵控制, 叶面温度由 LI-6400 温度控制器控制在 $(30 \pm 1)^\circ\text{C}$ 。

1.3 模型模拟及统计分析

棉花叶片净光合速率(P_n) 与胞间 CO₂ 浓度(C_i) 之间的关系用 Michaelis-Menten 模型^[14] 进行拟合:

$$P_n = \frac{\eta C_i P_{\max, c}}{\eta C_i + P_{\max, c}} - R_d$$

式中, η 是表观初始羧化效率(CE , $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$), $P_{\max, c}$ 是在一定光强下 CO₂ 达到饱和时的最大净光合速率($P_{\max, c}$, $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), R_d 是表观暗呼吸速率(R_d , $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

水分利用率(WUE , $\mu\text{molCO}_2\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$) 由计算得出:

$$WUE = \frac{P_n}{E_m}^{[15]}$$

模型模拟及方差分析采用 SPSS11.0 统计分析软件进行。

2 结果与分析

2.1 不同抗虫棉花叶片净光合速率的 CO₂ 响应特征

CO₂ 是光合作用的底物, 光合作用对胞间 CO₂ 浓度的响应遵循 Michaelis-Menten 模型形式。虽然在吐絮期由于净光合速率的变化有较明显的波动而使拟合度稍有下降, 但所有供试转基因棉花与非转基因棉花净光合速率的胞间 CO₂ 响应曲线基本拟合良好, 曲线拟合参数见表 1。总的来说, 所有棉花叶片的净光合速率随着环境 CO₂ 浓度的提高而增加(图 1)。这是因为 CO₂ 浓度的增加意味着光合作用的原料增加, 同时, CO₂ 浓度的增加可竞争性的抑制核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco) 的加氧活性, 从而抑制光呼吸, 二者共同作用促进净光合速率的提高。当 CO₂ 浓度提高到一定程度后, 净光合速率增大的趋势会逐渐减弱, 直至达到 CO₂ 饱和

状态,而此时叶片的光合能力 P_m 受核酮糖-1,5-二磷酸 (RuBP) 的再生速率的影响, P_m 反映了光反应活性,即光合电子传递和光合磷酸化活性^[16]。

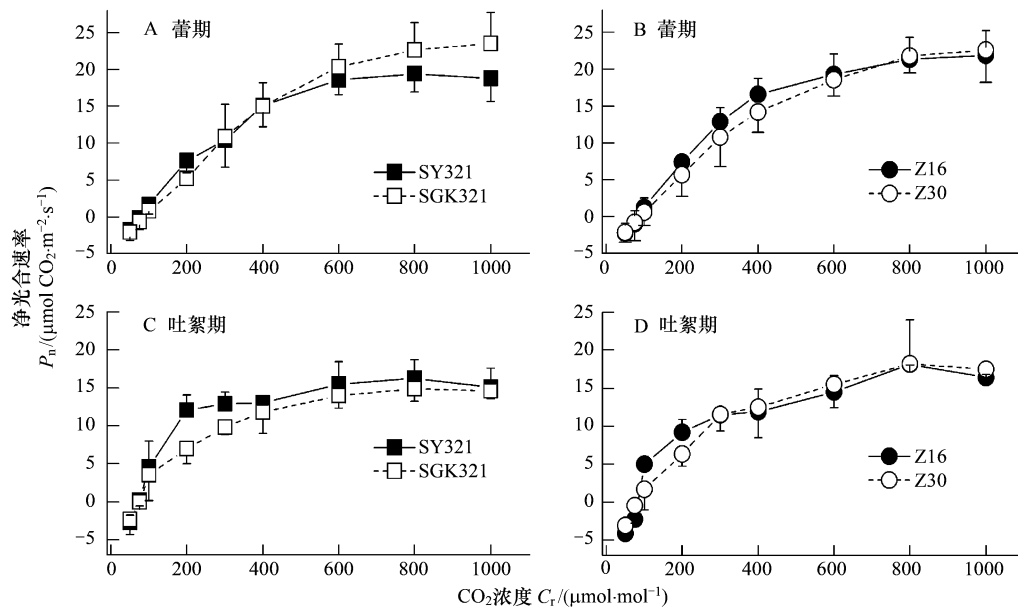


图1 不同转基因抗虫棉在不同生育时期净光合速率的 CO₂ 响应

Fig. 1 Response of P_n to CO_2 concentration among twobetween transgenic insect-resistant cotton and their control varieties at squaring (A and B) and boll-opening (C and D) stages

表 1 不同转基因抗虫棉净光合速率 CO₂ 响应的特征参数

Table 1 Parameters of response of photosynthesis to CO_2 concentration

品种 Varieties	蕾期 Squaring stage				吐絮期 Boll-opening stage			
	$CE/$ ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$)	$P_{\text{max}}/$ (μmolCO_2 $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$R_d/$ (μmolCO_2 $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2	$CE/$ ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$)	$P_{\text{max}}/$ (μmolCO_2 $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$R_d/$ (μmolCO_2 $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
SY321	0.165 ± 0.069	38.0 ± 3.6	5.71 ± 3.31	0.9374	0.162 ± 0.149	27.3 ± 4.4	5.58 ± 5.10	0.9468
SGK321	0.141 ± 0.076	47.4 ± 9.1	6.61 ± 4.53	0.8793	0.108 ± 0.078	27.5 ± 4.8	4.46 ± 3.58	0.9617
Z16	0.165 ± 0.095	41.4 ± 5.5	7.08 ± 4.87	0.8871	0.117 ± 0.126	31.7 ± 15.2	6.32 ± 7.03	0.8384
Z30	0.136 ± 0.099	42.1 ± 8.7	6.44 ± 5.94	0.8581	0.135 ± 0.146	31.8 ± 9.2	6.46 ± 7.56	0.8429

在蕾期(图 1A、1B),在自然 CO_2 浓度条件下 ($<400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$),双抗棉 SGK321 与其对照 SY321 净光合速率的响应曲线相似,随着 CO_2 浓度的提高,光合速率的响应曲线差异增大,双抗棉 SGK321 的净光合速率仍然能保持增高的趋势而其对照的净光合速率则基本保持不变。双抗棉 SGK321 的 CE 与其对照基本相同, R_d 稍有增加, P_m 变化明显,增幅达 25%。推测与常规棉 SY321 比较,双抗棉 SGK321 的 Rubisco 羧化效率没有明显改变,对低浓度 CO_2 的利用能力稍有下降,但在高 CO_2 浓度下的光反应活性可能增强。单抗棉 Z30 与其对照 Z16 净光合速率的 CO_2 响应曲线几乎相同。二者具有基本相同的 P_m , Z30 的 CE 和 R_d 则稍有下降。推测与常规棉 Z16 比较,单抗棉 Z30 的 Rubisco 羧化效率、对低浓度 CO_2 的利用能力以及光反应活性均可能没有明显的改变。

在吐絮期(图 1C、1D),两种转基因抗虫棉净光合速率的 CO_2 响应曲线没有在蕾期的平稳,呈现出波动性。双抗 SGK321 与其对照 SY321 净光合速率在较低 CO_2 浓度下均迅速增加而对高 CO_2 浓度的响应不如蕾期时的敏感,表现为净光合速率在高 CO_2 浓度条件下的增幅较小。与对照相比,双抗棉 SGK321 的 P_m 没有改变, R_d 和 CE 下降幅度分别达 20%, 33%。环境 CO_2 浓度是影响叶片 R_d 的重要环境因子。 R_d 响应短暂 CO_2 浓度变化而下降的机制可能涉及到胞间二氧化碳浓度与呼吸途径酶活性的调节^[17]。推测双抗棉 SGK321 的 R_d 下降

可能是外源基因插入直接引发的非预期效应或者是其对短暂 CO₂ 浓度增加的响应性调节能力与常规对照不同。在吐絮期单抗棉 Z30 的净光合速率对 CO₂ 浓度的响应曲线与蕾期的变化规律相似且二者的曲线响应参数基本相同。统计分析表明,在不同生育时期,不同棉花品种的 CO₂ 响应特征参数间的差异均未达到显著水平。

2.2 不同抗虫棉叶片气孔导度的 CO₂ 响应

环境 CO₂ 浓度的升高会导致细胞间 CO₂ 浓度增加,植物气孔对胞间 CO₂ 浓度增加非常敏感,可通过调节气孔开闭程度及气孔导度来降低胞间 CO₂ 浓度,这种变化是植物自身对环境因素变化的机理性反馈。在自然条件下,CO₂ 扩散阻力是决定叶片光合速率高低的重要因素之一。CO₂ 浓度的增加可以对气孔开放产生抑制作用,这可能涉及到胞间 CO₂ 浓度、苹果酸水平以及保卫细胞 Ca²⁺ 浓度等^[18],但是并不会像在正常 CO₂ 浓度下对光合作用产生气孔限制^[19]。而 Wheeler 等的研究表明在短暂 CO₂ 浓度升高条件下的气孔抑制可以随着 CO₂ 浓度的回复而得以恢复,这种气孔关闭的再开放则可能需要复合或者相互作用的机制来解释^[18]。本研究所有供试棉花的气孔导度均随 CO₂ 浓度的增加而下降且气孔导度下降的速度随着 CO₂ 浓度的增加而减小,气孔导度对高 CO₂ 浓度响应敏感性下降。在蕾期(图 2A、2B)和吐絮期(图 2C、2D),两种转基因抗虫棉气孔导度对 CO₂ 浓度的响应规律均与其对照相似,但在响应过程中,两种转基因抗虫棉的气孔导度始终比其常规对照低。

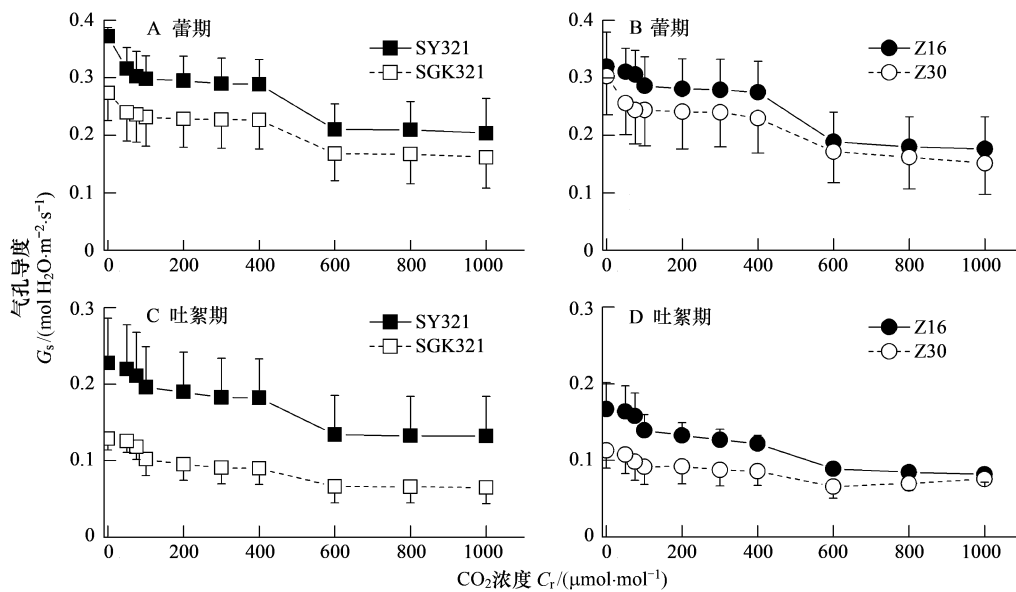


图2 不同转基因抗虫棉的气孔导度在不同生育时期的 CO₂ 响应

Fig. 2 Response of G_s to CO₂ concentration between transgenic insect-resistant cotton and their control varieties at squaring (A and B) and boll-opening (C and D) stages

2.3 不同抗虫棉水分利用率的 CO₂ 响应

所有供试棉花的水分利用率均随着 CO₂ 浓度的上升而增加。植物叶片水分利用效率的高低取决于气孔控制的光合作用和蒸腾作用两个耦合过程。气孔导度的降低必然伴随蒸腾速率的降低^[19],同时随着 CO₂ 浓度的增大,植物的光合速率增大。因而高 CO₂ 浓度下水分利用效率的提高是光合速率的提高和蒸腾速率的降低共同作用的结果^[3]。在蕾期(图 3A、3B),双抗棉 SGK321 与其对照 SY321 在较低 CO₂ 浓度条件下,水分利用率的响应曲线相似。随着 CO₂ 浓度的提高,响应曲线差异增大,双抗棉 SGK321 的水分利用率仍然保持增高的趋势而其对照的水分利用率则基本保持不变。单抗棉 Z30 水分利用率的 CO₂ 响应曲线与其对照相似。在吐絮期(图 3C、3D),两种转基因抗虫棉水分利用率的 CO₂ 响应曲线均分别与其对照相似,但响应曲线没有

在蕾期的平稳,呈现出波动性。

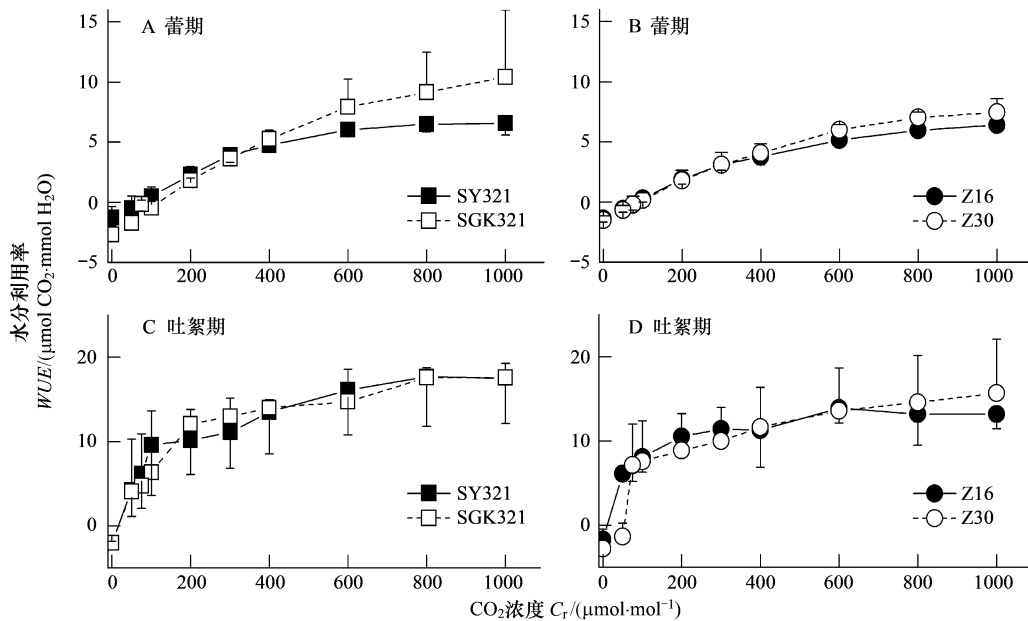


图3 不同转基因抗虫棉水分利用率在不同生育时期的 CO_2 响应

Fig. 3 Response of WUE to CO_2 concentration between two transgenic insect-resistant cotton and their control varieties at squaring (A and B) and boll-opening (C and D) stages

3 结论与讨论

与各自的常规棉对照比较,两种转基因抗虫棉单叶净光合速率 CO_2 响应的表观初始羧化效率、表观暗呼吸速率和最大净光合速率虽有一定程度的变化,但其差异均未达到显著水平。而已有研究表明棉花的冠层净光合速率及暗呼吸和光补偿点对环境 CO_2 浓度的长期增加产生了适应性的显著变化^[8, 4]。转基因抗虫棉光合生理对 CO_2 浓度长期增高的适应能力可能与其对 CO_2 浓度短期增高的响应有不同的表现,需要进一步研究。另外, CO_2 浓度的增高对抗虫棉叶片的光合特征参数无短期效应可能是其导入的外源基因为杀虫物质合成基因而非光合相关基因。

除了双价转基因抗虫棉 SGK321 单叶净光合速率和水分利用率的 CO_2 响应曲线仅在蕾期有所改变,两种转基因抗虫棉在不同生育时期的单叶净光合速率、气孔导度和水分利用率对 CO_2 浓度的响应特征基本与对照相同。Dong 等的研究也表明,转 *Bt* 基因抗虫棉的瞬时净光合速率在不同生育时期有显著不同^[10]。在自然条件下,转 *Bt* 基因抗虫棉光合及生理过程改变的这种时间特异性可能与外源基因表达的时间特异性有关^[20-21]。而 Carlos 等指出, CO_2 浓度的增加会降低植物 N 素的浓度,进而会不利于抗虫棉内 N 源 *Bt* 杀虫蛋白的形成和分布^[22]。可以推测在环境 CO_2 浓度短暂增加条件下,抗虫棉光合生理过程的部分改变可能不是由外源基因表达变化直接引发的而是由外源基因插入导致叶片形态及生化特性改变而对 CO_2 的响应不同。同时,转基因棉花光合性能的改变也可能是体细胞无性系变异或杂交、回交转育等过程的作用,或者是光合调控基因时空表达差异的结果^[21, 23]。

植物的净光合速率及水分利用率受多种环境及生理因子影响,虽然这些影响通常和品种特性相关,但是许多研究也表明植物所处的环境会通过对其生长发育如叶片的内部结构及生物化学的改变而对其光合能力产生显著影响^[24-25]。而不同的气候、土壤等环境条件及灌溉、杀虫剂使用等配套栽培措施的改变会对转基因作物产生不同的影响^[26]。目前,已有研究表明,环境因子如温度^[27-30]、光照^[2]、水分^[29]、栽培措施如施肥量^[20, 31]等的改变都会引起转基因植物外源基因表达以及抗虫性的变化。可见,在转基因作物安全性评价中环境因子被赋予了新的内涵。通过转基因作物与环境 and 栽培措施相互作用关系的研究,选择最适宜转基因作

物的耕种措施及环境条件,可以实现转基因作物农业生产的最大经济效益和生态效益。

References:

- [1] IPCC. Summary for policymakers of the synthesis report of the IPCC fourth assessment report. Cambridge; Cambridge University Press, 2007; 37.
- [2] Kang S Z, Zhang F C, Hu X T, Zhang J H. Benefits of CO₂ enrichment on crop plants are modied by soil water status. *Plant Soil*, 2002, 238(1): 412-417.
- [3] Wang L J, Yu H R, Fang Q X, Qi H, Wang Q F. Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and it's modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 525-533.
- [4] Zhao D L, Reddy K R, Gopal V G, Mohammed A R, Read J J, Gao W. Leaf and canopy photosynthetic characteristics of cotton (*Gossypium hirsutum*) under elevated CO₂ concentration and UV-B radiation. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(5): 581-590.
- [5] Chen F J, Ge F, Liu X H. Responses of cotton to elevated CO₂ and the effects on cotton aphid occurrences. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 991-996.
- [6] Kang S Z, Zhang F C, Liang Y L, Ma Q L, Hu X T. Effects of soil water and the atmospheric CO₂ concentration increase on evapotranspiration, photosynthesis, growth of wheat, maize and cotton. *Acta Agromonica Sinica*, 1999, 25(1): 56-63.
- [7] Kimball B A, Mauney J R. Response of cotton to varying CO₂, irrigation, and nitrogen: Yield and growth. *Journal of Agronomy*, 1993, 85(3): 706-712.
- [8] Weng M, Wang C Y, Bai Y M. Effect of doubled CO₂ concentration on growth and yield formation of cotton. *Chinese Journal of Agrometeorolog*, 1995, 16(3): 19-22.
- [9] Wu G, Chen F J, Ge F. Impacts of early-season square abscission on the growth and yield of transgenic *Bt* cotton under elevated CO₂. *Field Crops Research*, 2007, 102(3): 239-243.
- [10] Dong H Z, Li W J, Tang W, Li Z H, Zhang D M. Effect of genotypes and plant density on yield, yield components and photosynthesis in *Bt* transgenic cotton. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2006, 192(2): 132-139.
- [11] Hebbar K B, Perumal N K, Khadi B M. Photosynthesis and plant growth response of transgenic *Bt* cotton hybrids under field condition. *Photosynthetica*, 2007, 45(2): 254-258.
- [12] Sun C X, Qi H, Sun J Q, Zhang L L, Miao L. Photosynthetic characteristics of *Bt* or CpTI-*Bt* transgenic cotton at seedling stage. *Acta Agromonica Sinica*, 2007, 33(3): 469-475.
- [13] Zhao H Z, Liang Z J, Qi H L, Wang Y X, Nie A Q, Wu X F. Effects on production and distribution of photosynthesis of external gene to cottons. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2005, 20(1): 41-45.
- [14] Harley P C, Tenhunen J D. Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environment factors//Boote K J ed. *Modeling Crop Photosynthesis from Biochemistry to Canopy*, CSSA Special Publication No. 19. Madison: American Society of Agronomy and Crop Science Society of American, 1991; 17-39.
- [15] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE). *Plant Cell and Environment*, 1997, 20(8): 1041-1050.
- [16] Xu D Q eds. *Photosynthesis efficiency*. Shanghai: Shanghai Academic Press, 2002; 123-131.
- [17] Jach M E, Ceulemnas R. Short- versus long-term effects of elevated CO₂ on night-time respiration of needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Photosynthetica*, 2000, 38(1): 57-67.
- [18] Wheeler R M, Mackowiak C L, Yorio N C, Sager J C. Effect of CO₂ on stomatal conductance; Do stomata open at very high CO₂ concentration? *Annals of Botany*, 1999, 83(3): 243-251.
- [19] Drake B G, González-Meler M A. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Ann Review Plant Physiology*, 1997, 48(6): 609-639.
- [20] Sachs E S, Benedict J H, Stelly D M, Taylor J F, Altman D W, Berberich S A, Davis S K. Expression and segregation of genes encoding cry I A insecticidal proteins in cotton. *Crop Science*, 1998, 38(1): 1-11.
- [21] Sun C X, Chen L J, Wu Z J, Wu Q, Chen C W. Photosynthetic characters and *Bt* toxin content of different transgenic *Bt* cottons. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(10): 1878-1882.
- [22] Carlos E C, Robert D S, John T T. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO₂ and nitrogen in transgenic cotton plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(367): 323-331.
- [23] Dong H Z, Li W J, Li Z H, Tang W. Comparative studies on the intensity of photosynthesis between *Bt* transgenic hybrid cottons and its parents. *Acta Agriculture Nucleatae Sinica*, 2000, 14(5): 284-289.

- [24] Wullschlegel S D, Oosterhuis D M. Photosynthesis of individual field-grown cotton leaves during ontogeny. *Photosynthetic Research*, 1990, 23(2): 163-170.
- [25] Vijaya G K, Kambham R R, Duli Z, Gao W. Senescence and hyperspectral reflectance of cotton leaves exposed to ultraviolet-B radiation and carbon dioxide. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(2): 250-257.
- [26] Trevors T T, Kuikman P, Watson B. Transgenic plants and biogeochemical cycles. *Molecular Ecology*, 1994, 3(1): 57-64.
- [27] Chen D H, Yang C Q, Chen Y, Nie A Q, Wu Y K. The effects of the high temperature stress on the leaf *Bt* protein content and nitrogen metabolism of *Bt* cotton. *Acta Gossypii Sinica*, 15(5): 288-292.
- [28] Meng F X, Shen J L, Chu S P. Temporal-spatial variation in efficacy of *Bt* cotton leaves against *Helicoverpa armigera* (Hübner) and effect of weather conditions. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46(3): 299-304.
- [29] Traore S B, Carlson R E, Pilcher C D, Rice M E. *Bt* and non-*Bt* maize growth and development as affected by temperature and drought stress. *Journal of Agronomy*, 2000, 92(5): 1027-1035.
- [30] Zhou D S, Wu Z T, Wang X L, Zheng H J, Xia J. Effect of stress of soil and temperature on resistance of transgenic *Bt* cotton. *Acta Gossypii Sinica*, 2001, 13(4): 290-292.
- [31] Bruns H A, Abel C A. Nitrogen fertility effects on *Bt*-endotoxin and nitrogen concentrations of maize during early growth. *Journal of Agronomy*, 2003, 95(1): 207-211.

参考文献:

- [3] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 姜德锋, 齐华, 王秋凤. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟. *生态学报*, 2008, 28(2): 525-533.
- [5] 陈法军, 戈峰, 刘向辉. 棉花对大气 CO₂ 浓度升高的响应及其对棉蚜种群发生的作用. *生态学报*, 2004, 24(5): 991-996.
- [6] 康绍忠, 张富仓, 梁银丽, 马清林, 胡笑涛. 土壤水分和 CO₂ 浓度增加对小麦, 玉米, 棉花蒸散, 光合及生长的影响. *作物学报*, 1999, 25(1): 56-63.
- [8] 温民, 王春乙, 白月明. CO₂ 浓度倍增对棉花生长发育和产量形成的影响. *中国农业气象*, 1995, 16(3): 19-22.
- [12] 孙彩霞, 齐华, 孙加强, 张丽莉, 缪璐. 转基因棉花苗期光合特性的研究. *作物学报*, 2007, 33(3): 469-475.
- [13] 赵海祯, 梁哲军, 齐宏立, 王玉香, 聂安全, 吴秀峰. 外源基因对棉花光合生产和分配的影响. *中国农学通报*, 2005, 20(1): 41-45.
- [16] 许大全著. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 123-131.
- [21] 孙彩霞, 陈利军, 武志杰, 吴琼, 陈翠薇. 转 *Bt* 基因棉花杀虫晶体蛋白的表达及光合特性的研究. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1878-1882.
- [23] 董合忠, 李维江, 李振怀, 唐薇. 转 *Bt* 基因抗虫杂交棉与其亲本的光合能力比较. *核农学报*, 2000, 14(5): 284-289.
- [27] 陈德华, 杨长琴, 陈源, 聂安全, 吴云康. 高温胁迫对 *Bt* 棉叶片杀虫蛋白表达量和氮代谢影响的研究. *棉花学报*, 2003, 15(5): 288-292.
- [28] 孟凤霞, 沈晋良, 褚姝频. *Bt* 棉叶对棉铃虫抗虫性的时空变化及气象因素的影响. *昆虫学报*, 2003, 46(3): 299-304.
- [30] 周冬生, 吴振廷, 王学林, 郑厚今, 夏静. 土壤胁迫与温度对转 *Bt* 基因棉抗虫性的影响. *棉花学报*, 2001, 13(4): 290-292.