

三倍体枇杷与其四倍体和二倍体亲本光系统活性差异

刘明秀^{1,2,*}, 王泓丁^{1,*}, 张宇娜¹, 张帮燕¹, 刘松¹, 李韵佳¹, 党江波¹,
何桥¹, 梁国鲁¹, 郭启高^{1,**}

(¹西南大学园艺园林学院, 重庆 400715; ²西南大学动物科学技术学院, 重庆 400715)

摘要: 为探寻三倍体枇杷光合作用效率及光系统活性的特点, 于 2018—2019 年的 3、7、12 月, 连续两年对两个杂交三倍体 F₁ 代 B431 × GZ1 和 B431 × GZ23, 及其四倍体母本 B431、二倍体父本 GZ1、GZ23 的叶片净光合速率 (P_n) 和快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 进行了测定及 JIP-test 分析。结果表明: 三倍体枇杷 F₁ 代的 P_n 在 3、7、12 月均显著高于各自二倍体父本; 但与四倍体母本在 7 月的差异不显著, 在 3、12 月与四倍体母本差异因杂交组合的不同而异, 其光合差异主要与非气孔限制因素有关。同时, 三倍体 F₁ 代与四倍体母本的大部分荧光参数差异不显著, 但与二倍体父本相比, 其光能的吸收 (ABS/CS_m)、捕获 (TR_0/CS_m) 能力强、热耗散 (DI_0/CS_m) 比例低, 从而维持较高的电子传递性能 (ET_0/CS_m)、促进 PS II 与 PS I 之间的电子传递 (RE_0/CS_m)、维持相对较高的性能指数 (PI_{abs}) 及最大光化学效率 (F_v/F_m)。因此, 三倍体枇杷较强的光系统活性及调节能力是其具有较高光合效率的原因之一。

关键词: 枇杷; 三倍体; 净光合速率; 光系统; 快速叶绿素荧光诱导动力学

中图分类号: S 667.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 01-0037-12

Comparative Analysis of the Photosystem Activity of Triploid Loquats and Their Tetraploid, Diploid Parents

LIU Mingxiu^{1,2,*}, WANG Hongding^{1,*}, ZHANG Yuna¹, ZHANG Bangyan¹, LIU Song¹, LI Yunjia¹,
DANG Jiangbo¹, HE Qiao¹, LIANG Guolu¹, and GUO Qigao^{1,**}

(¹College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China; ²College of Animal Science and Technology, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: In order to explore the characteristics of photosynthetic efficiency and photosystem activity of triploid loquat, the triploidy progeny F₁ ($2n = 3x = 51$) of B431 × GZ1 and B431 × GZ23, and their corresponding parents B431 ($2n = 4x = 68$), GZ1 & GZ23 ($2n = 2x = 34$) were used to determine net photosynthetic rate (P_n), the OJIP curve, then OJIP curve was analyzed by JIP-test in March, July, December of two consecutive years (2018 - 2019). The results showed that the P_n of two triploid loquats

收稿日期: 2020 - 09 - 23; **修回日期:** 2020 - 12 - 23

基金项目: 重庆市高校创新研究群体项目 (CXQT19005); 国家级大学生创新项目 (201810635051); 中央高校基本业务费专项资金项目 (XDJK2019AA001, XDJK2020B058)

* 共同第一作者

** 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qgguo@126.com)

was significantly higher than that of their diploid paternal parents, respectively; there was no significant difference with that of tetraploid maternal parent in July, and the difference with tetraploid maternal parent varied with different hybridized combination in March, December. And the difference of P_n may be mainly related to non-stomatal restriction factors. The JIP-test analysis showed that triploid loquat F_1 had higher ABS/CS_m , TR_o/CS_m , ET_o/CS_m and RE_o/CS_m , PI_{abs} , F_v/F_m and lower DI_o/CS_m ratio than their diploid paternal parents, respectively; while there was no significant difference with that of tetraploid maternal parent. Therefore, the higher activity of the triploid photosystem is a basic reason for its higher light utilization efficiency and regulation ability.

Keywords: loquat; triploid; net photosynthetic rate; photosystem; the fast chlorophyll fluorescence induction kinetics

光合作用是植物干物质生产的基础，较高的光合能力是植物获得高产的前提。1931 年发现叶绿素瞬时荧光与光合作用存在密切联系后，叶绿素荧光已成为研究光合作用的探针 (Kautsky & Hirsh, 1931; Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008)。尤其是快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 的数据分析及 JIP-test 处理方法的应用，为研究光系统及其光合电子传递性能提供了便捷工具。综合 OJIP 曲线的参数与光合效率，尤其是在温度胁迫条件下，能更好地探测原初光化学反应对光合效率的影响 (Mathur et al., 2011)。高温胁迫条件下，小麦的 OJIP 曲线出现明显的 K 点，其放氧复合体 (OEC) 受到不可逆的损伤，PS II 供体侧的活性显著下降 (Mathur et al., 2011)。高羊茅在受到高温胁迫时，其 ϕ_{P_0} (最大光化学效率)、 ϕ_{E_0} (用于电子传递的量子产额)、 PI_{abs} (性能指数) 显著下降，但耐热品种的 ABS/RC (单位反应中心吸收的光能)， TR_o/RC (单位反应中心捕获的能量)、 RE_o/RC (单位反应中心用于电子传递的量子产额)、 ϕ_{E_0} 相比对照有显著的提高 (Bi et al., 2016)。光合作用对冷胁迫极为敏感，在黑暗及冷胁迫条件下，耐寒和不耐寒的两种不同基因型大豆的 PS II 的 ET_o/CS (单位面积用于电子传递的量子产额) 和 ϕ_{E_0} 均比 TR_o/CS (单位面积捕获的能量) 和 ϕ_{P_0} 下降更显著，说明低温胁迫主要影响大豆 PS II 的电子传递，但耐寒的大豆在胁迫后期光系统参数逐渐恢复 (van Heerden et al., 2003)。低温胁迫导致棉花幼苗光系统的 PI_{abs} 以及 ϕ_{E_0} 显著下降，而且 PI_{abs} 与幼苗的活力指数一致，因此，可以应用叶绿素荧光参数分析棉花幼苗活力和耐冷性评价 (Snider et al., 2018)；这在大豆幼苗的耐寒与光合相关性研究中有类似结果 (Strauss et al., 2006)。综上，植物受到温度胁迫时，光系统快速响应，并能通过叶绿素荧光参数探测光系统的响应差异。因此，研究作物的光系统活性差异，探讨其光系统对温度的响应规律，这对不同作物的产量品质分析以及高效栽培技术研发具有重要的意义。

枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl.) 果实种子数达到 4~6 粒，可食率较低，故无核枇杷一直是重要的育种目标，但目前实现商业化生产的极少。笔者所在研究组自 1993 年发现枇杷种子中高频产生三倍体的独特遗传现象以来，一直致力于三倍体无核枇杷的选育与推广 (Guo et al., 2007; 郭启高等, 2016; 党江波等, 2019)；并对天然三倍体枇杷的起源、生物学特性、授粉受精、遗传变异 (梁国鲁, 2006; Liu et al., 2018)，以及骨干亲本筛选评价 (梁森林等, 2018)、优异性状资源创制 (Dang et al., 2019)、重要性状基因挖掘 (Jing et al., 2019; Xia et al., 2019; 孙伟雄等, 2020) 等进行了系统研究，这些结果为三倍体无核枇杷的基础理论研究及突破性品种选育奠定了较好的基础。

枇杷的生长发育对环境温度的要求较严格，年平均气温达 12 °C 以上才能生长，冬季低温 (0~15 °C) 导致叶片光合效率显著下降，0 °C 以下叶片会发生冻害；超过 30 °C，光合效率下降，35 °C

以上, 叶片被灼伤, 光合效率急剧下降, 幼苗生长受限 (吕俊良, 1992; 张玉荣, 2008; 蔡礼鸿, 2012)。研究发现, 三倍体枇杷生长势强, 其光合效率显著高于二倍体; 不同温度下不同倍性枇杷的光合效率有较大的差异, 推测不同倍性枇杷的光系统活性有差异。本研究中以不同杂交组合获得的三倍体枇杷杂交 F_1 代及其四倍体母本及二倍体父本为材料, 研究不同季节三倍体枇杷光合效率及光系统的活性, 通过快速叶绿素荧光诱导动力学参数解析其光系统对不同温度的响应, 揭示光系统活性差异, 并找出影响光合作用强弱的关键因子, 为后续三倍体枇杷杂种优势分析、育种及高效栽培提供理论依据, 并为进一步研究基因组加倍后, 调控光合作用关键基因的进化和表达模式变化规律等奠定基础。

1 材料与方法

参试的两个三倍体枇杷分别为 $B431 \times GZ1$ 和 $B431 \times GZ23$ 的 F_1 代实生苗, 其母本 B431 (龙泉 1 号) 为四倍体枇杷, 父本 GZ1 (贵州 1 号) 和 GZ23 (贵州 23 号) 为贵州野生枇杷, 二倍体。2013 年 5 月下旬播种, 2014 年 11 月定植, 并同时嫁接四倍体及二倍体枇杷亲本, 砧木用本砧 (普通枇杷), 株行距 $3 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 。所有材料 (表 1) 均种植于西南大学枇杷资源圃。该资源圃位于重庆市北碚区歇马镇, 属亚热带季风和湿润气候, 雨量充沛, 有春早、夏热、秋短、冬迟等特征; 最高气温 $44.3 \text{ }^\circ\text{C}$, 最低气温 $-3.1 \text{ }^\circ\text{C}$, 年平均气温 $18.2 \text{ }^\circ\text{C}$ 。

表 1 试验材料
Table 1 The experimental materials

| 材料编号 Material | 倍性 Ploidy |
|---------------------------|-----------------------------------|
| B431 (龙泉 1 号 Longquan 1) | 四倍体 Tetraploid ($2n = 4x = 68$) |
| GZ1 (贵州 1 号 Guizhou 1) | 二倍体 Diploid ($2n = 2x = 34$) |
| GZ23 (贵州 23 号 Guizhou 23) | 二倍体 Diploid ($2n = 2x = 34$) |
| $B431 \times GZ1$ | 三倍体 Triploid ($2n = 3x = 51$) |
| $B431 \times GZ23$ | 三倍体 Triploid ($2n = 3x = 51$) |

试验于 2018—2019 年 3、7、12 月, 连续两年进行了光合参数及快速叶绿素荧光诱导动力学参数的测定, 测定时的大气温度见表 2。

表 2 测定日期及大气温度
Table 2 The date of determination and air temperature

| 2018 | | 2019 | |
|------------------|------------------|------------------|------------------|
| 日期/ (M - D) Date | $^\circ\text{C}$ | 日期/ (M - D) Date | $^\circ\text{C}$ |
| 03 - 20 | 12 ~ 23 | 03 - 27 | 15 ~ 20 |
| 03 - 21 | 12 ~ 23 | 03 - 28 | 14 ~ 24 |
| 03 - 22 | 10 ~ 25 | 03 - 29 | 12 ~ 28 |
| 07 - 19 | 27 ~ 41 | 07 - 27 | 29 ~ 37 |
| 07 - 20 | 30 ~ 40 | 07 - 28 | 29 ~ 38 |
| 07 - 21 | 28 ~ 41 | 07 - 29 | 27 ~ 38 |
| 12 - 16 | 3 ~ 15 | 12 - 05 | 7 ~ 13 |
| 12 - 17 | 3 ~ 15 | 12 - 06 | 5 ~ 15 |
| 12 - 18 | 6 ~ 11 | 12 - 07 | 6 ~ 15 |

于测试月连续 3 个晴天的上午测定, 3 日上午 8: 00 开始, 7 日上午 7: 30 开始, 12 日上午 8: 30 开始, 采用 LCPRO+ 光合作用测定仪 (英国 ADC 生物科技公司) 测定光合参数。为了保证光强度的一致性, 测定时均采用仪器配置的红蓝光源, 光量子通量密度为 $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 所选取的叶片皆为长势一致, 同一叶位的健康成熟叶, 每个材料随机选取 3 株进行测定, 每株在 4 个不同方位选取 3 片叶测定净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i)。之后采用多功能植物效率仪 (M-PEA, Hansatech, UK) 测量同一叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线)。首先利用暗适应叶夹夹住叶片黑暗处理 20 min, 打开测量光, 从 $10\ \mu\text{s}$ 开始记录各时间点的荧光强度, 共记录 2 s, OJIP 曲线上 O、J、I 和 P 点对应的时刻分别为 0.02、2、30 和 $400 \sim 1\ 000\ \text{ms}$ 。利用每个材料重复的荧光强度平均值绘制 OJIP 曲线, 并对 OJIP 曲线进行 JIP-test 分析 (Strasser et al., 2004)。数据采用 Excel 和 SPSS18.0 统计软件进行分析及图表的绘制。材料间差异比较采用单因素方差 (ANOVA) 分析, 多重比较采用最小显著差异法 (LSD) 法, $P < 0.05$ 时, 其差异显著。

2 结果与分析

2.1 三倍体枇杷及其亲本的光合参数

3 月测定环境温度约 $20\ ^\circ\text{C}$, 适宜枇杷的生长, 各材料 P_n 均最高 (图 1)。其中, 三倍体 $\text{B431} \times \text{GZ23}$ 的 P_n 显著高于其四倍体及二倍体亲本, 而三倍体 $\text{B431} \times \text{GZ1}$ 与四倍体亲本差异不显著, 但显著高于二倍体父本 GZ1。5 个材料的 G_s 与其 P_n 有相似变化趋势, 但 C_i 与其 P_n 变化趋势不一致。

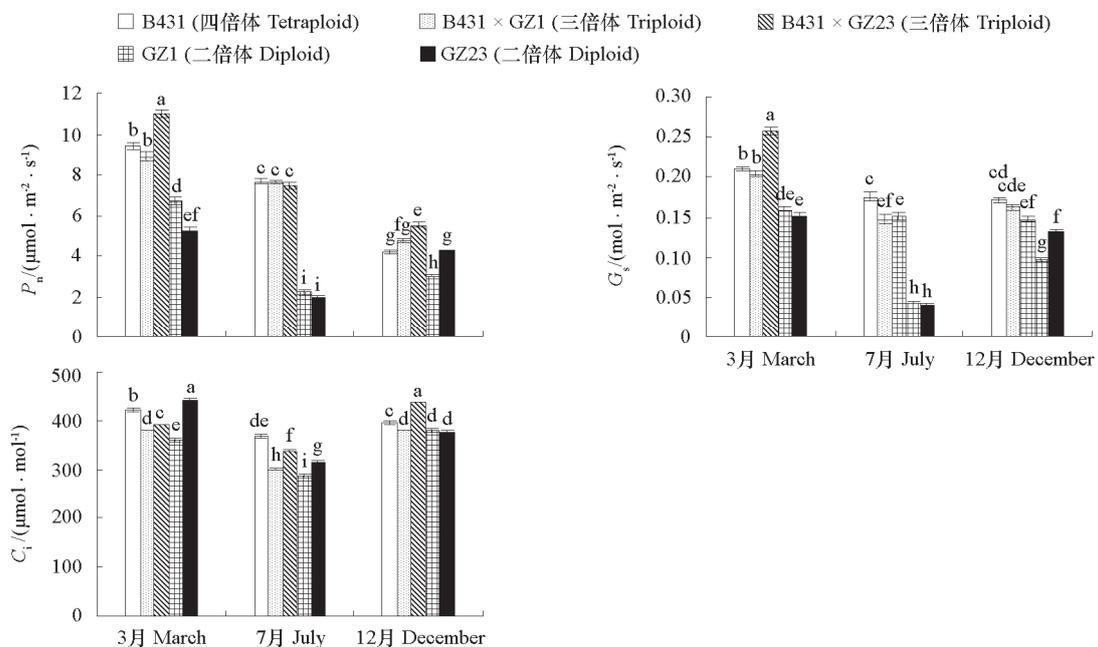


图 1 三倍体枇杷及其亲本光合参数

不同的小写字母代表差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 1 The photosynthesis parameters of two triploid loquats and their corresponding parents

Different letters above the bars indicate that the means are significantly different, $P < 0.05$.

7—8 月是重庆地区一年中最热的月份, 测定的 7 日中午气温最高达 41 °C, 平均约 35 °C, 二倍体枇杷叶片已有灼伤斑点, 表明高温已造成胁迫。此时各株系的 P_n 与 3 月相比显著下降, C_i 及 G_s 的下降趋势也是如此, 表明造成 7 月 P_n 整体下降的原因主要是气孔限制 (图 1)。这可能是高温条件下植物防止水分散失的适应机制。三倍体与其四倍体母本的 P_n 无显著差异, 但均显著高于二倍体父本; 其中, 两个三倍体材料的 P_n 分别是各自二倍体父本 GZ1 和 GZ23 的 3.46 倍和 3.85 倍, 表明三倍体及四倍体枇杷具有较好的耐热性, 其光系统在高温下具有较好的稳定性。5 个枇杷材料间的 G_s 与 P_n 变化趋势一致、但与 C_i 的变化趋势不一致。

12 月环境平均温度约 10 °C, P_n 与 3 月相比显著下降, G_s 也有相同的下降趋势, 但 C_i 既有上升也有下降, 因此导致 12 月枇杷 P_n 下降的原因既有气孔因素也有非气孔因素。两个三倍体的 P_n 均高于四倍体母本 B431 及其各自的二倍体父本 GZ23、GZ1, 但三倍体 B431 × GZ1 与四倍体 B431 的差异未达到显著水平; 5 个枇杷材料间的 G_s 、 C_i 的变化趋势与 P_n 变化趋势不一致 (图 1)。

综上, 在 3、7、12 月, 两个三倍体枇杷 F_1 代株系的 P_n 均显著高于各自的二倍体父本; 而三倍体 B431 × GZ1 与四倍体母本差异不显著, B431 × GZ23 在 3、12 月显著高于四倍体母本。

2.3 三倍体枇杷及其亲本的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线分析

在正常温度条件下 (3 月), 三倍体 F_1 及其亲本之间的 OJIP 曲线形状有差异, 三倍体枇杷 B431 × GZ23 曲线各点 O、J、I、P 的荧光强度高于四倍体母本 B431 (图 2) 及二倍体父本 GZ23, 整个曲线较陡峭; 三倍体枇杷 B431 × GZ1 曲线各点的相对荧光强度低于四倍体母本 B431 而高于二倍体父本 GZ1, 尤其是 I、P 荧光强度明显升高。GZ1 的 OJIP 曲线各点的荧光强度最低, 整个曲线相对平缓。

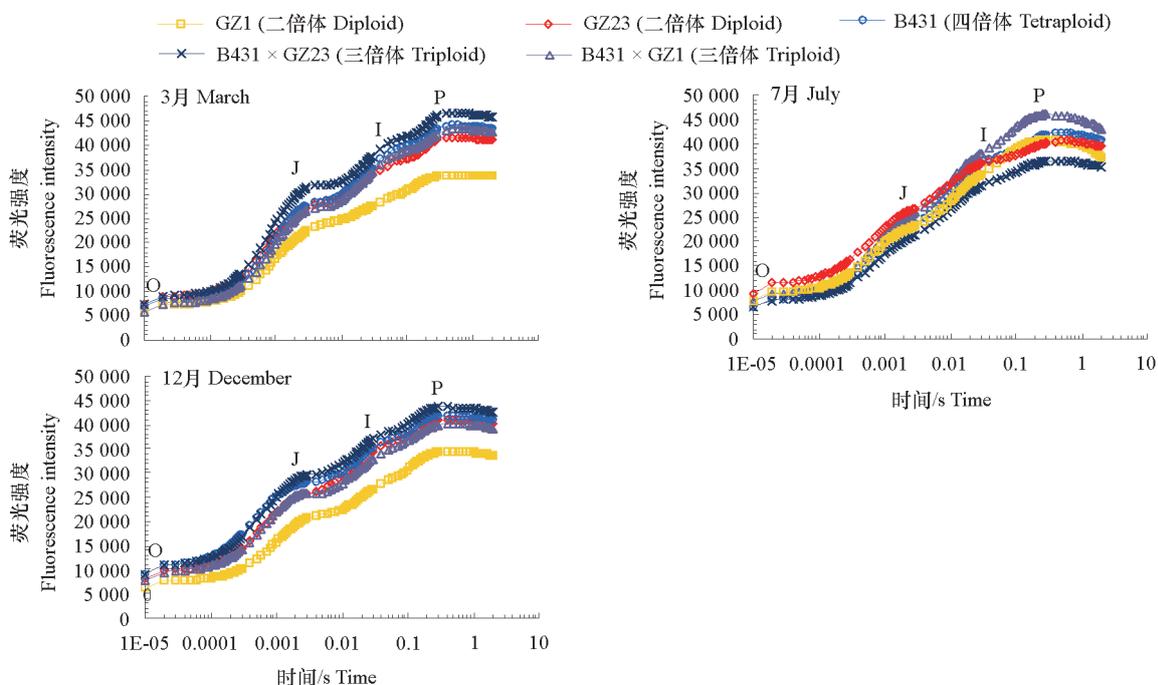


图 2 三倍体枇杷及其亲本的叶绿素荧光诱导动力学曲线

Fig. 2 The fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of two triploid loquats and their corresponding parents

高温胁迫条件下（7月），三倍体枇杷及其亲本 OJIP 曲线均发生了改变，其 OJIP 曲线趋于平缓（图 2），说明高温对光系统有影响，但不同倍性枇杷对高温的响应有差异。二倍体 GZ23 的 O 点最高，表明其反应中心受到高温胁迫，活性下降，其 J 点的相对荧光强度也最高，而 I、P 点的荧光强度较低；说明此时其 PS II 的电子受体不能及时接受电子将其氧化，导致 Q_A^- 积累程度升高，电子传递受阻，反应中心能量耗散高，导致较低的 P 点。二倍体 GZ1 的 O 点与 3 月相比也有升高，但 I、P 荧光强度没有明显的下调。三倍体 B431 × GZ1 的 I、P 点荧光最强。三倍体 B431 × GZ23 的 O 点荧光最低，说明反应中心的活性并未受影响，虽然整个 OJIP 曲线各点荧光下调，但 J 点没有明显的升高，表明电子传递较顺畅。四倍体母本 B431 的 O 点比 3 月略有升高，整个 OJIP 曲线较陡峭，表明电子传递顺畅。

与 3 月相比，低温条件下（12 月）的各材料的 OJIP 曲线均发生了改变，其曲线整体趋于平缓（图 2）。B431 × GZ23 的 O 点相对较高，但其 J、I、P 值也最高，曲线陡峭，表明其反应中心的电子传递顺畅。GZ1 的 OJIP 曲线各点的荧光强度最低。

2.4 三倍体枇杷及其亲本的 JIP-test 参数分析

通过对叶绿素荧光参数的解析能反应植物 PS II 原初光化学反应的特性。荧光参数分析表明，3 月的 3 个多倍体枇杷的性能指数 (PI_{abs})、PS II 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 均高于二倍体，具有较高的光能利用效率（图 3，表 3 ~ 表 5）。

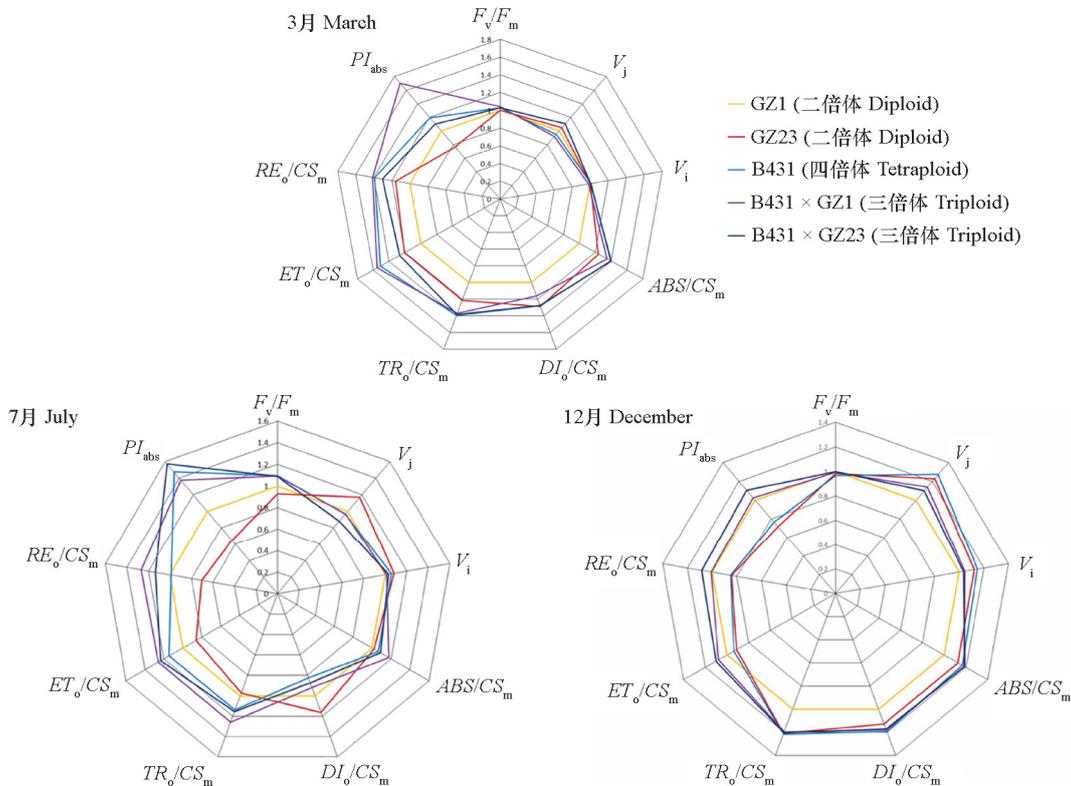


图 3 三倍体枇杷及其亲本荧光雷达图

以 GZ1 的值为基准 (GZ1 = 1)，其他参数均为其相对值。

Fig. 3 Fluorescent radar images of two triploid loquats and their corresponding parents

All parameters are presented as relative values, where GZ1 = 1 for all parameters of interest.

表 3 三倍体枇杷及其亲本 3 月的荧光参数

Table 3 Chlorophyll fluorescence parameters of two triploid loquats and their corresponding parents in March

| 材料 Material | PI_{abs} | F_v/F_m | V_j | V_i | ABS/CS_m |
|----------------|---------------------|------------------------|------------------------|----------------------|------------------------|
| B431 | 4.66 ± 0.37 b | 0.81 ± 0.01 ab | 0.51 ± 0.01 b | 0.77 ± 0.01 a | 46 340.57 ± 2 330.40 a |
| B431 × GZ1 | 6.63 ± 0.56 a | 0.82 ± 0.004 a | 0.49 ± 0.02 b | 0.75 ± 0.01 a | 44 771.71 ± 1 745.30 a |
| B431 × GZ23 | 4.44 ± 0.31 bc | 0.81 ± 0.003 a | 0.59 ± 0.01 a | 0.77 ± 0.01 a | 46 471.86 ± 1 341.40 a |
| GZ1 | 3.89 ± 0.29 bc | 0.79 ± 0.01 bc | 0.53 ± 0.02 ab | 0.77 ± 0.01 a | 33 239.83 ± 1 129.00 b |
| GZ23 | 2.98 ± 0.35 c | 0.79 ± 0.001 c | 0.56 ± 0.02 ab | 0.77 ± 0.01 a | 41 298.00 ± 1 108.8 a |
| 材料 Material | Di_o/CS_m | TR_o/CS_m | ET_o/CS_m | RE_o/CS_m | |
| B431 | 8 657.00 ± 212.33 a | 37 774.14 ± 2 171.20 a | 18 856.29 ± 1516.10 ab | 8 867.13 ± 826.47 a | |
| B431 × GZ1 | 7 871.86 ± 321.45 a | 37 164.43 ± 1 510.20 a | 19 353.43 ± 1204.60 a | 9 011.00 ± 574.37 a | |
| B431 × GZ23 | 8 632.43 ± 314.14 a | 37 493.30 ± 1 115.4 a | 15 833.43 ± 341.60 abc | 8 316.29 ± 127.45 ab | |
| GZ1 | 6 777.83 ± 112.87 b | 27 081.50 ± 959.00 b | 12 476.17 ± 526.00 c | 6 378.33 ± 198.38 b | |
| GZ23 | 8 741.14 ± 208.63 a | 32 831.70 ± 951.10 ab | 15 048.29 ± 719.20 bc | 7 412.57 ± 342.00 ab | |

注: 同列不同字母代表差异显著, $P < 0.05$ 。下同。

Note: Different letters indicate that the means are significantly different, $P < 0.05$. The same below.

表 4 三倍体枇杷及其亲本 7 月的荧光参数

Table 4 Chlorophyll fluorescence parameters of two triploid loquats and their corresponding parents in July

| 材料 Material | PI_{abs} | F_v/F_m | V_j | V_i | ABS/CS_m |
|----------------|----------------------|------------------------|------------------------|----------------------|------------------------|
| B431 | 5.42 ± 0.46 a | 0.81 ± 0.01 a | 0.43 ± 0.01 b | 0.82 ± 0.004 ab | 42 355.70 ± 1 081.60 a |
| B431 × GZ1 | 5.06 ± 0.53 a | 0.81 ± 0.01 a | 0.43 ± 0.01 b | 0.78 ± 0.01 b | 46 870.00 ± 1 032.00 a |
| B431 × GZ23 | 5.78 ± 0.39 a | 0.81 ± 0.003 a | 0.39 ± 0.02 b | 0.80 ± 0.01 ab | 43 367.36 ± 1 103.90 a |
| GZ1 | 3.68 ± 0.78 ab | 0.74 ± 0.04 ab | 0.44 ± 0.02 b | 0.77 ± 0.01 b | 39 826.90 ± 2 267.10 a |
| GZ23 | 2.38 ± 0.62 b | 0.69 ± 0.04 b | 0.52 ± 0.02 a | 0.84 ± 0.02 a | 40 594.75 ± 3 360.10 a |
| 材料 Material | Di_o/CS_m | TR_o/CS_m | ET_o/CS_m | RE_o/CS_m | |
| B431 | 7 834.70 ± 197.43 b | 34 521.00 ± 1 071.90 a | 19 753.30 ± 678.70 ab | 6 511.22 ± 182.40 a | |
| B431 × GZ1 | 8 727.50 ± 236.61 b | 38 142.50 ± 1 021.20 a | 21 753.40 ± 791.40 a | 8 328.40 ± 364.71 a | |
| B431 × GZ23 | 8 312.51 ± 209.15 b | 35 054.80 ± 942.30 a | 21 274.46 ± 473.10 a | 7 459.00 ± 301.59 a | |
| GZ1 | 9 501.60 ± 529.11 ab | 30 325.30 ± 2 537.90 a | 17 236.10 ± 1 775.5 ab | 6 578.10 ± 504.70 ab | |
| GZ23 | 11 058.50 ± 607.40 a | 29 536.30 ± 3 599.80 a | 14 815.80 ± 2 184.9 b | 4 633.50 ± 668.78 b | |

表 5 三倍体枇杷及其亲本 12 月的荧光参数

Table 5 Chlorophyll fluorescence parameters of two triploid loquats and their corresponding parents in December

| 材料 Material | PI_{abs} | F_v/F_m | V_j | V_i | ABS/CS_m |
|----------------|---------------------|------------------------|------------------------|----------------------|-------------------------|
| B431 | 2.93 ± 0.65 ab | 0.75 ± 0.01 a | 0.56 ± 0.02 a | 0.83 ± 0.01 a | 40 015.83 ± 1 360.30 ab |
| B431 × GZ1 | 3.92 ± 0.84 ab | 0.77 ± 0.01 a | 0.50 ± 0.03 ab | 0.76 ± 0.01 b | 40 543.30 ± 4 97.40 a |
| B431 × GZ23 | 4.23 ± 0.83 a | 0.77 ± 0.01 a | 0.48 ± 0.03 ab | 0.75 ± 0.01 b | 40 745.86 ± 1 892.40 a |
| GZ1 | 3.83 ± 0.84 ab | 0.77 ± 0.01 a | 0.44 ± 0.003 b | 0.72 ± 0.02 b | 34 238.50 ± 2 074.60 b |
| GZ23 | 2.74 ± 0.91 b | 0.76 ± 0.01 a | 0.54 ± 0.03 ab | 0.81 ± 0.02 a | 38 549.33 ± 1 078.10 ab |
| 材料 Material | Di_o/CS_m | TR_o/CS_m | ET_o/CS_m | RE_o/CS_m | |
| B431 | 9 137.50 ± 260.03 a | 31 968.50 ± 1 267.30 a | 13 912.30 ± 961.90 a | 6 341.17 ± 412.07 ab | |
| B431 × GZ1 | 9 038.14 ± 417.55 a | 31 440.00 ± 577.80 a | 16 061.10 ± 1 073.00 a | 7 503.57 ± 356.27 ab | |
| B431 × GZ23 | 8 994.00 ± 388.00 a | 31 611.14 ± 1 492.50 a | 16 413.57 ± 718.70 a | 8 076.29 ± 146.83 a | |
| GZ1 | 7 660.50 ± 200.84 a | 26 220.00 ± 2 060.20 a | 14 881.50 ± 1 161.10 a | 7 448.17 ± 430.58 ab | |
| GZ23 | 8 650.33 ± 364.62 a | 31 740.33 ± 1 650.80 a | 13 564.83 ± 1 360.00 a | 6 272.17 ± 699.91 b | |

3个多倍体枇杷在光能的吸收 (ABS/CS_m), 捕获 (TR_o/CS_m) 能力方面也比二倍体强。在热耗散方面, 二倍体 GZ23 的 Di_o/CS_m 值最高, 二倍体 GZ1 的值最低, 但是从热耗散在吸收光能中的比例来看, GZ1 仍然很高, 热耗散比例达到 20%, 与 GZ23 相当, 而 3 个多倍体的热耗散比例相对较低, 均未达到 20%。因此, 3 个多倍体枇杷具有较强的能量捕获 (TR_o/CS_m) 能力, 较高的电子传递产额 (ET_o/CS_m) 以及传递到 PS I 末端电子产额 (RE_o/CS_m)。

7 月高温胁迫下, 二倍体枇杷的 PI_{abs} 、 F_v/F_m 均低于多倍体材料, 其中二倍体 GZ23 最低, 光的利用效率显著下降。两个二倍体的 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 也低于多倍体, 且二者热耗散 (Di_o/CS_m) 比多倍体高, 其中 GZ23 的热耗散 (Di_o/CS_m) 的值最高 (图 3)。J 点的大小反映了 Q_A (初级醌受体) 被还原的速率, 二倍体 GZ23 的 V_j 较高, 表明其从 Q_A 向 Q_B (次级醌受体) 的电子传递受阻, 导致较低的 ET_o/CS_m 、 RE_o/CS_m 。表明在高温胁迫下, 二倍体的光系统已受到损伤并启动保护机制, 吸收的能量主要以热的形式耗散, 且电子传递受阻, 因此其光合速率显著低于多倍体枇杷。

12 月低温条件下, 3 个多倍体枇杷的光吸收能力 (ABS/CS_m) 较二倍体枇杷强, 热耗散 (Di_o/CS_m) 比例相似 (图 3)。两个三倍体枇杷的电子传递能力均强于其四倍体母本及二倍体父本, 尤其是 B431 × GZ23, 其 PI_{abs} 、 ET_o/CS_m 、 RE_o/CS_m 均较高。表明三倍体枇杷在低温条件下的光能吸收、转换, 电子传递能力较强。

综上, 与二倍体枇杷相比, 三倍体在不同温度条件下均能维持较高的光能吸收、转换效率, 以及较低的热耗散比例, 较强的电子传递能力, 总体表现出较高的光能利用效率; 而三倍体与四倍体之间, 3 月和 7 月光能利用效率无显著差异, 而 12 月的大部分荧光参数表明三倍体的光能利用率高于四倍体, 但差异未达显著水平。

3 讨论

3.1 不同倍性枇杷的气孔导度对光合速率的影响

影响植物净光合速率的因素主要有两个, 一个是气孔导度, 另一个是植物本身的光合能力 (Farquhar & Sharkey, 1982)。这两种因素相互交叉对植物的净光合速率产生影响, 或以气孔导度主导, 或以植物本身的光合能力为主导 (高辉远 等, 1993; 孙骏威 等, 2004; 姚庆群和谢贵水, 2005)。前人研究表明多倍体桑、多倍体滇杨、四倍体刺槐、四倍体甜叶菊的光合作用效率强于二倍体植株 (王茜龄 等, 2011; 李雅婷, 2015; 蔡力, 2016; 唐军荣 等, 2016); 三倍体大青杨、甜瓜属异源三倍体的 P_n 均显著高于其各自的四倍体及二倍体亲本 (陈友根 等, 2010; 祁传磊 等, 2010)。本研究结果表明, 与二倍体枇杷相比, 三倍体、四倍体枇杷的 P_n 总体较高, 这与前人研究一致。但目前大多数研究未能解析不同倍性植物间 P_n 差异的根本原因, 一些研究认为与气孔限制及叶片解剖结构的改变有关 (祁传磊 等, 2010)。

研究表明光合速率与气孔导度、胞间 CO_2 浓度同方向变化, 光合速率主要与气孔限制有关; 光合速率与气孔导度变化方向一致, 但与胞间 CO_2 浓度反方向变化, 光合速率则与非气孔限制有关 (Farquhar & Sharkey, 1982)。本研究结果表明, 3 月不同倍性的枇杷材料的 G_s 与 P_n 变化趋势一致, 但各材料的 C_i 与 P_n 变化趋势不一致, 如 B431 × GZ23 有最高的 P_n 及 G_s , 而 GZ23 的 P_n 及 G_s 最低, 如果是气孔限制导致的 P_n 差异, C_i 应该有同样的趋势, 但检测结果表明 B431 × GZ23 的 C_i 下降, 而 GZ23 的 C_i 升高。原因可能是 P_n 及 G_s 均较高的情况下, 如果 CO_2 的供应速度满足不了其同化速度, 会表现出 C_i 下降; 如果 P_n 及 G_s 较低, CO_2 的供应速度超过其同化速度会表现出 C_i 显著上升 (高

辉远 等, 1993)。同样, 在 7 月和 12 月, 不同倍性枇杷材料的 G_s 及 C_i 与其 P_n 的变化趋势也不一致, 因此不同倍性枇杷株系间 P_n 差异主要与非气孔限制因素有关。从全年来看, 在 20 °C 左右, 枇杷的光合效率最高, 温度胁迫均会导致枇杷的光合效率下降。与 3 月相比, 7 月不同枇杷株系的 P_n 均显著下降, 同时 G_s 及 C_i 均下降, 表明 7 月 P_n 的下降主要与气孔限制有关, 可能是 7 月温度较高, 枇杷为减少水分散失导致较低的 G_s 。而 12 月枇杷株系的 P_n 及 G_s 同时下降, 但 C_i 有下降也有上升, 表明 12 月 P_n 的下降既有气孔因素, 也有非气孔因素, 主要与各枇杷株系的遗传特性有关。

3.2 不同倍性枇杷的叶绿素荧光动力学参数差异

叶绿素荧光是研究光合作用的探针, 能较好地从微观层次研究植物光系统的光能吸收、转换和利用效率, 从原初光化学反应揭示不同倍性枇杷株系的光合效率差异的原因。OJIP 曲线反映 PS II 原初光化学反应及光合机构电子传递状态等过程的变化 (Krause & Weis, 1991; Strasser et al., 2004)。OJIP 曲线的形状不仅与植物的遗传特性有关 (Šimić et al., 2014), 而且与植物受逆境胁迫程度有关 (王振兴 等, 2014; 刘倩倩 等, 2016)。研究表明, 温度胁迫均会导致 OJIP 曲线的 O 点上升, P 点下降, 曲线趋于水平 (Mathur et al., 2011; 刘倩倩 等, 2016)。胁迫加重会出现明显的 K 点, K 点的出现主要是因为电子传递过程中水的裂解被抑制及 Pheo (去镁叶绿素) 到 Q_A 的电子传递部分被抑制, 因此 K 点是放氧复合物受损伤的标志 (Guissé et al., 1995; Strasser et al., 2004; Mathur et al., 2011)。本研究表明, 春季 (3 月)、夏季 (7 月)、冬季 (12 月) 的枇杷 OJIP 曲线有差异, 3 月温度适宜, 枇杷具有非常典型的 OJIP 曲线, 但当温度升高 (7 月) 或降低 (12 月), 其 OJIP 曲线形状发生了改变, 整个曲线趋于水平, 大多材料的 P 点显著下降, 这与前人的研究结果基本一致。三倍体枇杷及其亲本在 7 月和 12 月, 其 OJIP 曲线均未出现明显的 K 点, 这表明 7 月的高温及 12 月的低温并未对枇杷株系的放氧复合物造成损伤。但在温度胁迫下, 大多数材料的 O 点有明显上升, 表明反应中心在温度胁迫下有不同程度的可逆失活。失活的反应中心虽然能吸收光能, 但不能有效地传递电子, 电子推动力显著下降 (李鹏民 等, 2005)。这可能是造成 7 月 (高温) 及 12 月 (低温) 枇杷植株光合效率下降的原因之一。

温度胁迫是限制作物生长和产量的重要因子, 其中光系统 II 对温度非常敏感, 根据 JIP-test 分析得到的叶绿素荧光参数反映了温度对植物光系统 II 的影响 (Havaux, 1996), 从而反映出植物对温度变化的适应调节能力。很多研究采用最大光化学效率 (F_v/F_m) 评估植物受胁迫程度, 但有一些研究认为 PI_{abs} 比 F_v/F_m 更敏感, 可以准确地反映胁迫对植物光合机构的影响 (van Heerden et al., 2003; 刘倩倩 等, 2016; Snider et al., 2018)。本研究中, 枇杷叶片的 PI_{abs} 与 F_v/F_m 对环境温度的改变都有响应, 但 PI_{abs} 对温度的改变更敏感。此外, 不同倍性的枇杷株系的光系统 II 荧光参数对温度的响应有差异, 从而导致其光能利用效率的差异。在适宜温度条件下 (3 月), 3 个多倍体枇杷的 PI_{abs} 、 F_v/F_m 、 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 均显著高于二倍体, 最终导致多倍体显著更高的光合性能。两个二倍体枇杷的单位面积的光能的吸收、转换、电子的捕获能力低、热耗散占吸收光能的比例较高, 电子传递产额下降, 导致较低的光系统活性。陈友根等 (2010) 的研究也表明甜瓜属异源三倍 P_n 高, 同时其电子传递效率也强。重庆 7 月温度非常高, 测定时环境温度约 35 °C, 最高达到 41 °C, P_n 显著下降, 表明枇杷已经受到高温胁迫。吕俊良 (1992) 的研究也表明当温度超过 35 °C 时, 枇杷的呼吸速率显著上升, P_n 急剧下降。分析叶绿素荧光参数发现, 两个二倍体株系的 O 点显著上升, 表明反应中心在高温胁迫下失活, 同时其 V_j 显著升高, 尤其是 GZ23。J 点是 PS II 的电子受体 Q_A 第 1 次处于瞬时最大程度还原态时的荧光, 当电子从 Q_A 向 Q_B 的传递受到限制, J 点升高 (Stirbet & Govindjee, 2011)。除了电子传递受阻, 二倍体 GZ23、GZ1 的热耗散 (DI_o/CS_m) 显著高于多倍体

材料。表明在高温胁迫下,二倍体枇杷吸收的光能主要以热耗散形式散失以保护其光系统不受损伤,较少用于电子传递,同化受到影响,从而导致光合能力下降。而多倍体枇杷在高温胁迫下的光的吸收、利用、转换效率、电子传递活性均比二倍体强,因此能保持较高的光合效率。当气温在 15 °C 以下,枇杷的 P_n 下降,5 °C 时枇杷 P_n 急剧降低,PS II 反应中心失活,表观量子效率及最大光合效率下降,光化学反应受到低温限制(吕俊良,1992)。12 月环境温度约 10 °C,枇杷的光系统活性整体下降。但不同倍性的枇杷对低温的响应有差异,两个三倍体枇杷仍然能维持较高的 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 、 RE_o/CS_m ,表明三倍体枇杷在低温下光系统运转正常,电子传递顺畅。尤其是 B431 × GZ23 株系,有最高的 PI_{abs} ,且显著高于其亲本,反映其光系统在低温条件下有较好稳定性。而 B431 × GZ1 的 PI_{abs} 与二倍体、四倍体亲本差异不显著,但 P_n 高于亲本,表明在低温条件下除了光系统的活性,其他因素如光合酶活性及碳固定能力均会影响光合效率。

综上所述,在 3 月(适宜温度)、7 月(高温)、12 月(低温),两个三倍体枇杷 F_1 代的 P_n 均显著高于其二倍体父本;但与四倍体母本在 7 月的差异不显著,在 3、12 月与四倍体母本差异因杂交组合的不同而异,其差异主要与非气孔限制因素有关,由自身光合能力的差异所导致。同时,叶绿素荧光诱导动力学参数分析表明,三倍体枇杷在不同温度条件下,其光系统具有较高的光能吸收、转换、捕获、较低的热耗散比例、以及较强的电子传递能力,从而表现出较高的光能利用效率及调节能力。

References

- Baker N R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 89 - 113.
- Bi A, Fan J, Hu Z, Wang G, Amombo E, Fu J, Hu T. 2016. Differential acclimation of enzymatic antioxidant metabolism and photosystem II photochemistry in tall fescue under drought and heat and the combined stresses. *Front Plant Science*, 7: 453.
- Cai Li. 2016. Comparative study of morphological structure and photosynthetic efficiency between diploid and tetraploid *Echinacea purpurea* [M. D. Dissertation]. Guangzhou: South China Agricultural University. (in Chinese)
- 蔡力. 2016. 二倍体和四倍体紫锥菊中叶形态结构及其光合效率的比较研究[硕士论文]. 广州: 华南农业大学.
- Cai Li-hong. 2012. Loquat. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 蔡礼鸿. 2012. 枇杷学. 北京: 中国农业出版社.
- Chen You-gen, Chen Jin-feng, Li Wei-guan, Cui Li, Chen Long-zheng. 2010. Photosynthetic characteristics and ultrastructure in *Cucumis* allopolyploids with different ploid levels. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 33 (1): 32 - 36. (in Chinese)
- 陈友根, 陈劲枫, 李为观, 崔利, 陈龙正. 2010. 甜瓜属不同倍性异源多倍体光合特性及超微结构研究. *南京农业大学学报*, 33 (1), 32 - 36.
- Dang Jiangbo, Liang Guolu, Li Cai, Wu Di, Guo Qigao, Liang Senlin, Wang Peng. 2019. Polyploid rootstock of fruit tree: research status and prospects. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1701 - 1710. (in Chinese)
- 党江波, 梁国鲁, 李彩, 吴岷, 郭启高, 梁森林, 王鹏. 2019. 果树多倍体砧木的研究现状与展望. *园艺学报*, 46 (9): 1701 - 1710.
- Dang J B, Wu T R, Liang G L, Wu D, He Q, Guo Q G. 2019. Identification and characterization of a loquat aneuploid with novel leaf phenotypes. *HortScience*, 54 (5): 804 - 808.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33 (3): 317 - 345.
- Gao Hui-yuan, Zou Qi, Cheng Bing-song. 1993. The effect of stomatal and non stomatal limitation during the diurnal course of photosynthesis in soybean leaves. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, (2): 22 - 28. (in Chinese)
- 高辉远, 邹琦, 程炳嵩. 1993. 大豆光合日变化过程中气孔限制和非气孔限制的研究. *西北植物学报*, (2): 22 - 28.
- Guissé B, Srivastava A, Strasser R J. 1995. The polyphasic rise of the chlorophyll a fluorescence (O-K-J-I-P) in heat stressed leaves. *Archives des Sciences*, 48: 147 - 160.

- Guo Qi-gao, Li Xiao-lin, Xiang Su-qiong, He Qiao, Sun Hai-yan, Wu Di, Liang Guo-lu. 2016. A new white pulp seedless loquat cultivar 'Wuhe Guoyu'. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (S2): 2717 - 2718. (in Chinese)
- 郭启高, 李晓林, 向素琼, 何桥, 孙海艳, 吴頔, 梁国鲁. 2016. 白砂类大果无核枇杷新品种 '无核国玉'. *园艺学报*, 43 (S2): 2717 - 2718.
- Guo Q G, Li X L, Wang W X, He Q, Liang G L. 2007. Occurrence of natural triploids in loquat. *Acta Hort*, 750: 125 - 128.
- Havaux M. 1996. Characterization of thermal damage to the photosynthetic electron transport system in potato leaves. *Plant Science*, 94: 19 - 33.
- Jing D L, Chen W W, Xia Y, Shi M, Wang P, Wang S M, Wu D, He Q, Liang G L, Guo Q G. 2019. Homeotic transformation from stamen to petal in *Eriobotrya japonica* is associated with hormone signal transduction and reduction of the transcriptional activity of *EjAG*. *Physiologia plantarum*. doi: 10.1111/ppl.13029.
- Kautsky H, Hirsch A. 1931. Neue versuche zur kohlenensäureassimilation. *Naturwissenschaften*, 19 (48): 964 - 964.
- Krause G H, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 313 - 349.
- Li Peng-min, Gao Hui-yuan, Strasser R J. 2005. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31 (6): 559 - 566. (in Chinese)
- 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 2005. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 31 (6): 559 - 566.
- Li Ya-ting. 2015. Biological characters and genetic variation study on diploid and autoteraploid *Stevia rebaudiana* bertoni [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 李雅婷. 2015. 甜叶菊二倍体与同源四倍体生物学特性及遗传差异研究 [硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Liang Guo-lu. 2006. Selection natural triploid loquats and studies on their genetic characters and genome analysis [Ph. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 梁国鲁. 2006. 天然三倍体枇杷的筛选及其遗传特性与基因组分析 [博士论文]. 重庆: 西南大学.
- Liang Senlin, Dang Jiangbo, Liang Guolu, Guo Qigao. 2018. Meiosis observation and fertility analysis in natural tetraploid loquat of 'B431'. *Acta Horticulturae Sinica*, 45 (10): 1895 - 1904. (in Chinese)
- 梁森林, 党江波, 梁国鲁, 郭启高. 2018. 天然四倍体枇杷 'B431' 减数分裂观察及育性分析. *园艺学报*, 45 (10): 1895 - 1904.
- Liu C, Wu D, Wang L L, Dang J B, He Q, Guo Q G, Liang G L. 2018. *cis*-Regulated additively expressed genes play a fundamental role in the formation of triploid loquat [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.] Heterosis. *Molecular Genetics & Genomics*, 293: 967 - 981.
- Liu Qian-qian, Ma Shou-bin, Feng Xi-huan, Sun Yan, Yi Yan-jun, Liu Wei-xin. 2016. Effects of grafting on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of pepper seedlings under temperature stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (5): 885 - 896. (in Chinese)
- 刘倩倩, 马寿宾, 冯希环, 孙艳, 衣艳君, 刘维信. 2016. 嫁接对高温和低温胁迫下辣椒幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响. *园艺学报*, 43 (5): 885 - 896.
- Lü Jun-liang. 1992. The photosynthetic characteristics of loquat. *Journal of Fruit Science*, 9 (2): 110 - 112. (in Chinese)
- 吕俊良. 1992. 枇杷的光合作用特性. *果树科学*, 9 (2): 110 - 112.
- Mathur S, Jajoo A, Mehta P, Bharti S. 2011. Analysis of elevated temperature-induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Plant Biology*, 13 (1): 1 - 6.
- Maxwell K, Johnson G N. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot*, 51: 659 - 668.
- Qi Chuan-lei, Jin Chun-lian, Li Kai-long, Li Zhi-xin, Zhao Hui. 2010. Comparison of photosynthetic characteristics and leaf anatomy structure of different ploidy *Populus ussuriensis* Kom. *Plant Physiology Communications*, 46 (9): 917 - 922. (in Chinese)
- 祁传磊, 靳春莲, 李开隆, 李志新, 赵慧. 2010. 不同倍性大青杨的光合特性及叶片解剖结构比较. *植物生理学通讯*, 46 (9): 917 - 922.
- Šimić D, Lepeduš H, Jurković V, Antunović J, Cesar V. 2014. Quantitative genetic analysis of chlorophyll a fluorescence parameters in maize in the field environments. *J Integr Plant Biol*, 56: 695 - 708.
- Snider J L, Thangthong N, Pilon C, Virk G, Tishchenko V. 2018. OJIP-fluorescence parameters as rapid indicators of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedling vigor under contrasting growth temperature regimes. *Plant Physiol Biochem*, 132: 249 - 257.

- Stirbet A, Govindjee. 2011. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104: 236 - 257.
- Strauss A J, Krüger G H J, Strasser R J, van Heerden P D R. 2006. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient OJIP. *Environmental & Experimental Botany*, 56 (2): 147 - 157.
- Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. 2004. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. *Chlorophyll a fluorescence*. Berlin: Springer Netherlands: 321 - 362.
- Sun Jun-wei, Yang Yong, Huang Zong-an, Jin Song-heng, Jiang De-an. 2004. Reason for photosynthetic decline in rice from water stress induced by polyethylene glycol (PEG). *Chinese J Rice Sci*, 18 (6): 539 - 543. (in Chinese)
孙骏威, 杨勇, 黄宗安, 金松恒, 蒋德安. 2004. 聚乙烯二醇诱导水分胁迫引起水稻光合下降的原因探讨. *中国水稻科学*, 18 (6): 539 - 543.
- Sun Weixiong, Shi Min, Xue Baogui, Xia Yan, Guo Qigao, Wang Shuming, Wu Di, Jing Danlong, Liang Guolu. 2020. Cloning subcellular localization and expression analysis of the *EjSPL5* gene in triploid loquat. *Acta Horticulturae Sinica*, 47 (2): 220 - 232. (in Chinese)
孙伟雄, 石敏, 薛宝贵, 夏燕, 郭启高, 王淑明, 吴岷, 景丹龙, 梁国鲁. 2020. 三倍体枇杷花期调控基因 *EjSPL5* 的克隆, 亚细胞定位及表达分析. *园艺学报*, 47 (2): 220 - 232.
- Tang Jun-rong, Li Bin, Zhu Li-na, Zhang Jun, He Cheng-zhong, Li Xian-zhong, Xin Pei-yao. 2016. Analysis on leaf morphology and photosynthesis physiology of polyploidized *Populus yunnanensis* seedlings. *Forest Research*, 29 (1): 103 - 109. (in Chinese)
唐军荣, 李斌, 朱丽娜, 张俊, 何承忠, 李贤忠, 辛培尧. 2016. 滇杨多倍体苗期叶片形态及光合生理比较分析. *林业科学研究*, 29 (1): 103 - 109.
- van Heerden P D R, Tsimilli-Michael M, Krüger G H J, Strasser R J. 2003. Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO₂ assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum*, 117 (4): 476 - 491.
- Wang Xi-ling, Yu Mao-de, Lu Cheng, Wu Cun-rong, Jing Cheng-jun. 2011. Study on breeding and photosynthetic characteristics of new polyploidy variety for leaf and fruit-producing mulberry (*Morus L.*). *Scientia Agricultura Sinica*, 44 (3): 562 - 569. (in Chinese)
王茜龄, 余茂德, 鲁成, 吴存容, 敬成俊. 2011. 果叶兼用多倍体新桑品种的选育及其光合特性研究. *中国农业科学*, 44 (3): 562 - 569.
- Wang Zhen-xing, Chen Li, Ai Jun, Liu Ying-xue, He Wei, Xu Pei-lei, Qin Hong-yan, Zhao Ying. 2014. Effects of different drought stress on photosynthesis and activity of photosystem II in leaves of Amur grape (*Vitis amurensis*). *Plant Physiology Journal*, 50 (8): 1171 - 1176. (in Chinese)
王振兴, 陈丽, 艾军, 刘迎雪, 何伟, 许培磊, 秦红艳, 赵滢. 2014. 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统II活性的影响. *植物生理学报*, 50 (8): 1171 - 1176.
- Xia Y, Shi M, Chen W W, Hu R Q, Jing D L, Wu D, Wang S M, Li Q F, Deng H H, Guo Q G, Liang G L. 2019. Expression pattern and functional characterization of pistillata ortholog associated with the formation of petaloid sepals in double-flower *Eriobotrya japonica* (Rosaceae). *Frontiers in Plant Science*, Doi: 10.3389/fpls.2019.01685.
- Yao Qing-qun, Xie Gui-shui. 2005. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation under drought stress. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 25 (4): 80 - 85. (in Chinese)
姚庆群, 谢贵水. 2005. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. *热带农业科学*, 25 (4): 80 - 85.
- Zhang Yu-rong. 2008. The impact of cold stress on the growth and development between aerial-part and ground-part in *Eriobotrya japonica* Lindl. seedling [M. D. Dissertation]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. (in Chinese)
张玉荣. 2008. 低温胁迫对枇杷幼苗地下部与地上部生长发育的影响 [硕士论文]. 福州: 福建农林大学.