

‘巨峰’葡萄盛花后弱光胁迫对叶片光合生理及光合酶基因表达的影响

张诚君, 王磊, 段书延, 宋士任, 马超, 赵丽萍, 张才喜, 王世平, 许文平*

(上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240)

摘要: 为了探明弱光胁迫对葡萄叶片光合生理的影响, 以 4 年生‘巨峰’葡萄为材料, 在盛花后进行 20 d 70%遮光作为弱光处理, 然后恢复至未遮光植株(对照)水平, 测定果实品质和叶片的光合参数、叶绿素荧光、叶绿素含量、叶片糖含量及组分、光合酶基因及蔗糖磷酸合成酶基因表达等。结果发现, 弱光处理导致成熟期葡萄果实可溶性固形物含量降低, 可滴定酸含量升高, 果皮花色苷含量减少, 果实纵径降低。随着弱光时间延长, 叶片叶绿素 b 含量增加, 叶绿素 a/b 值下降, 光合速率和光化学效率降低, 叶片中可溶性糖含量降低, Rubisco 大、小亚基, *PRKase*, *SPS1-2*, *SPS3* 等基因表达受到抑制; 光照恢复至对照水平 10 d 后, 光合速率、光化学效率及可溶性糖含量略有上升, 光合酶基因表达得到部分恢复; 恢复光照 50 d 后, 叶绿素 a/b、叶片可溶性糖含量、部分光合酶基因和 *SPS* 表达等基本与对照水平一致, 仅 Rubisco 大亚基 1 (*RbcL1*) 表达仍低于对照。说明长时间弱光处理对葡萄叶片光合中心的损伤短期内不可逆, 部分光合酶和蔗糖代谢关键酶基因表达受到抑制, 叶片光合能力下降, 光合产物合成与积累减少, 进而导致了葡萄果实变小, 品质降低。

关键词: 葡萄; 弱光; 光合作用; 光合酶; 基因表达; 可溶性糖含量

中图分类号: S 663.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 08-1450-13

Effect of Low Light Stress on Photosynthetic Physiology and Gene Expression in ‘Khoyo’ Grapevine After Blooming

ZHANG Chengjun, WANG Lei, DUAN Shuyan, SONG Shiren, MA Chao, ZHAO Liping, ZHANG Caixi, WANG Shiping, and XU Wenping*

(School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China)

Abstract: To understand the responses of photosynthetic physiology to low light and its performance after regaining normal light, 4-year-old ‘Khoyo’ grapevines were treated with 70% shading for 20 days right after blooming. Characteristics of chlorophyll fluorescence, content of chlorophyll, sugar content and composition, expressions of photosynthetic enzyme genes, and sucrose phosphate synthase (SPS). Results showed that low light treatment resulted in lower fruit quality and fruit size, reduced photosynthetic rate and efficiency, reduced the synthesis of soluble sugar in leaves. Meanwhile, expressions of photosynthetic

收稿日期: 2016-12-13; **修回日期:** 2017-07-04

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-30-zp-07)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wp-xu@sjtu.edu.cn)

enzymes genes and sucrose phosphate synthase genes in leaves also decreased. After regaining normal light, the photosynthetic rate and photosynthetic efficiency increased, and the expression of *PRKase*, *SPS1-2*, *SPS3* recovered to the level of the control one. After 50 days regaining normal light, the contents of glucose, fructose and sucrose and Chl. a/b in the treatment group were not significantly different from the control. However, the expression of *RbcL1* was not restored. It is concluded that the low light treatment could irreversibly affect overall photosynthesis of grapevine leaves, inhibit the expression of photosynthetic enzyme genes and key enzymes of sucrose metabolism genes, resulting in smaller berries and lowering the fruit quality.

Keywords: grapevine; low light stress; photosynthesis; gene expression; soluble sugar content

近年来, 南方葡萄设施栽培迅速发展, 设施栽培面积占 65%以上 (凌建刚 等, 2014), 然而覆盖材料对光线具有遮挡作用, 光照强度仅为露地的 50%~80% (丁小涛 等, 2011), 在阴雨、雾霾等条件下则更低 (战吉成 等, 2003; 贺芳芳 等, 2006; 周伟东 等, 2008; 靳利梅, 2012)。

植物在弱光胁迫下光合作用下降 (Oda, 1997), 叶绿素合成受到影响 (张其德 等, 1988; 战吉成, 2002a)。叶片叶绿素荧光会受弱光胁迫的影响, 弱光处理导致葡萄叶片 F_v/F_m 降低 (战吉成, 2002a)。有研究认为弱光处理降低了辣椒非光化学猝灭 (*NPQ*), 对光合中心没有损伤 (睦晓蕾 等, 2006), 而另有研究表明, 弱光显著升高了黄瓜和柑橘叶片 *NPQ* 值, 损伤了光合中心 (艾希珍 等, 2006; 韩春丽, 2008)。可见弱光对光合反应中心的影响还需要进一步研究。参与卡尔文循环的部分酶活性和基因表达受光照条件的直接影响 (郭丽红 等, 2006)。光照在转录水平上调节 *Rubisco* 大、小亚基和蛋白质合成 (陈根云 等, 1993)。弱光对黄瓜叶片光合酶的活性和基因表达水平都具有调节作用 (毕焕改 等, 2011), 但在葡萄中的相关研究较少。糖类物质作为光合产物, 不仅参与调控作物的代谢过程, 还能反馈调节光合作用, 影响作物的产量和品质 (李翠萍, 2013), 但对弱光胁迫下植物光合产物如何反馈调控光合作用的报道不多。

植物处于弱光环境中的时间越长, 对光合作用影响越大, 恢复正常生长所需的时间越长 (夏含嫣, 2008)。5 月中旬, 是上海地区设施栽培 '巨峰' 葡萄盛花期结束的时期, 经常出现连续阴雨, 导致寡日照现象严重。本试验中拟通过研究长时间弱光胁迫下葡萄叶片光合相关酶基因的表达、叶片糖含量变化, 探究其对光合作用及其他生理代谢的影响, 确定长时间的弱光胁迫是否会对葡萄树体造成不可逆的影响和生产上的损失, 探讨弱光下光合生理及其他代谢的调节机制, 为葡萄设施栽培提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料培养与处理

试验于 2015 年在上海交通大学农业连栋玻璃温室中进行。以 4 年生盆栽 '巨峰' 葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 作为材料, 盆容积 15 L, 盆栽基质配比为有机肥:草炭土:蛭石:珍珠岩:沙 = 1:1:1:1:1。植株修剪和肥水管理参照 Wang 等 (2001) 的方法进行, 按照树体大小和产量对试验材料进行单株控制, 发芽后每株选留 4 个有花序的新梢, 每个新梢上留 1 个果穗, 每个果穗留果约 45 粒, 保证每串果穗在成熟期约 0.50 kg。5 月 7 日为盛花期, 5 月 10 日 (盛花后) 选择长势一致的 9 株葡萄树覆盖 70%遮光率的黑色遮阳网进行弱光处理, 即处理组葡萄的光照强度为对照组 (不遮光) 的

30%。至 5 月 31 日揭去遮阳网，恢复到与对照同等光照条件。

1.2 果实品质测定

8 月 15 日，葡萄果实全部完全成熟时，对照和处理果实各采集 60 粒，放入冰盒带回实验室，立即用水将外皮冲洗干净并擦干，用游标卡尺测定果实的纵、横径，用手持折光仪（DR103）测定果实可溶性固形物含量；用 $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaOH 滴定果汁，测定可滴定酸的含量（以酒石酸计）；用含 1%甲酸的甲醇溶液振荡提取果皮中的花青素，用双波长示差法分别在 510 nm 和 700 nm 处测定吸光度，计算果皮中的花青素含量（赵世杰等，2002）。

1.3 植株生长及光合响应曲线测定

从 5 月 10 日开始，选取对照和处理各 3 株，在晴朗无云的 8:30—11:30，用便携式光合测定仪（CIRAS-2 型，英国 PP Systems 公司生产）测定新梢从基部数第 6~9 片叶的光合响应曲线。之后分别在处理后 10、20 和 30 d（即恢复正常光照 10 d 后）各测一次光合响应曲线。设定的光量子通量密度（PPFD）梯度为 1400、1000、800、600、400、200、100、50 和 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。参照张保玉（2009）的方法用 SPSS（21.0 版）软件进行光合响应曲线拟合，计算各个光合参数等。

测定光合响应曲线的同时，每次任选 3 株进行采样，从每株的 4 个新梢的第 6~9 片叶中任意采集 3 片，一共 9 片，共采 6 次，放入液氮罐中带回实验室置于 $-80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存，备用可溶性糖含量、光合酶基因和 SPS 表达量。

1.4 叶绿素荧光参数和叶绿素含量的测定

叶绿素荧光测定参照李瑛等（2015）的方法，使用 FMS-2 脉冲调制式荧光仪（Hansatech Instruments Ltd. UK），测定叶片的叶绿素荧光参数。测定 F_0 、 F_m' 时用密闭式适配器，在测定之前使用暗适应夹将叶片暗适应 20~30 min。测定 F_0' 参数时用开放性普通适配器。参照 Bilger 和 Schreiber（1986）的方法获得以下参数：实际光化学效率 $\phi_{\text{PSII}} = (F_m - F_m') / F_m'$ ；最大光化学效率 $F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m$ ；光化学猝灭 $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$ ；非光化学猝灭 $NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$ 。测定时间为晴朗无云的 8:30—11:30，叶片选取同上。叶绿素含量采用分光光度计法，分别在 663 和 649 nm 处测定叶绿素 a、叶绿素 b 的含量（刘家尧和刘新，2010）。

1.5 叶片可溶性糖测定

参考葛菁等（2013）的方法（略加改进），称取 0.5 g 样品粉末，加入 10 mL 超纯水中，于 $90 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 水浴锅中浸提 1 h，离心取上清液，过 C18 固相萃取柱（Waters, USA），用高效液相色谱仪（LC3000）进行糖类化合物含量测定。采用 PrevailTM Carbohydrate ES 糖分析柱（250 mm × 4.6 mm），流动相为乙腈:水 = 3:1，检测器：KnauerSmartline 2300 Detector，流速： $0.75 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ ，柱温 $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ，进样量为 20 μL 。

1.6 叶片光合酶及蔗糖磷酸合成酶基因表达测定

葡萄叶片总 RNA 的提取，按照天根试剂盒的产品说明书进行（Invitrogen, Carlsbad, CA, USA）进行。cDNA 合成采用 PrimeScriptTM RTase 和 Oligo dT primer（TaKaRa Biotechnology, 中国, 大连）试剂盒。引物用 Primer Express software（Applied Bio systems）进行设计（表 1）。

表 1 光合酶和蔗糖磷酸合成酶基因引物序列
Table 1 Photosynthetic enzymes and SPS genes primers sequences

基因 Gene	序列 (5' - 3') Sequence	序列号 GenBank No.
内参基因	F: CTTGCATCCCTCAGCACCTT; R: TCCTGTGGACAATGGATGGA	XM_002282480.3
Reference gene (<i>actin</i>)		
<i>Rubisco</i> 大亚基	F: ATTGAGTAGCTCTTGAAGCATGTGTAC; R: AGGCTCTATTTTCTAATTGCATGGA	AB917053
<i>Rubisco larger subunit (RbcL1)</i>		
<i>Rubisco</i> 大亚基	F: GATACTTCTTCACATCCATCATGCA; R: CACCAGACATATGTAAGCTTTAGCT	EF208123.1
<i>Rubisco larger subunit (RbcL2)</i>		
<i>Rubisco</i> 小亚基	F: CTGTACCCATAACCCACAGA; R: AGTCAGTGCACCCGAACATG	XM_002276931
<i>Rubisco smaller subunit (RbcS)</i>		
<i>GAPDH</i>	F: CAAGCCAGAACTCCACATTGTTT; R: ACCCTCCACAATGCCAAATC	XM_002263109
<i>FBPase</i>	F: TGCTGCACGCGATACAATAGTT; R: TTGGCCGAGTTGGATTGTG	NC_003070.9
<i>PRKase</i>	F: CATGTACGATGCTCGCGTAAG; R: AGCCATGTCCCTCTGAATTTTC	NM_102940.5
<i>CsRCA</i>	F: CAGGAGCAGGTAGGCTTGGT; R: TGGACATTTGTCGGGTTATCG	XM_003632139.2
<i>SPS1-1</i>	F: TCTGGTCTGAGATTATGCGGTTT; R: TTGAGCAGAGTGGTGACATTTTTC	NP_001267857.1
<i>SPS1-2</i>	F: CAAGCAATCAACTCCATGCAA; R: GAGCCGCTGCAATCTTCAGT	XP_002282808.1
<i>SPS3</i>	F: GGCTCCGCTGTCATCCTATG; R: CGCACGAAAAGGTACCTGAGT	XP_002271398.1

荧光定量 PCR 采用 SYBR Green I 荧光染料法: 10 μ L 的反应体系, 含有 1 μ L 模板, 2 μ L 无菌水, 2 μ L 引物对 F/R, 5 μ L TaKaRa SYBR Premix Ex *Taq*TM II (TaKaRa Biotechnology)。

荧光 PCR 反应程序: 在 LightCycle (RoChe) 荧光定量 PCR 仪上进行, 预扩增 95 $^{\circ}$ C 30 s; 然后 95 $^{\circ}$ C 20 s, 40 个循环; 58 $^{\circ}$ C 20 s, 72 $^{\circ}$ C 20 s。做熔解曲线程序为: 95 $^{\circ}$ C 10 s, 随后, 60 $^{\circ}$ C 持续升高到 97 $^{\circ}$ C。每个反应 3 个重复。

1.7 数据分析

参照张保玉 (2009) 的方法, 使用 SPSS (IBM SPSS Statistics 21.0) 非直角曲线对光响应曲线进行拟合分析, 获得表观量子效率 (AQY) 等光合参数, 采用 SPSS (21.0 版) 软件、Excel 等进行数据的方差分析和 *t* 检测。

2 结果与分析

2.1 弱光对葡萄果实品质的影响

弱光处理 20 d 的植株, 成熟期果实可溶性固形物含量显著降低, 比对照低 4.16 $^{\circ}$ Brix; 果实 pH 值和果皮花色苷含量显著降低, 果实可滴定酸含量比对照高 19.0%; 弱光处理果实纵径显著减小, 但对横径影响不显著 (表 2)。

2.2 弱光处理对葡萄叶片叶绿素含量影响

弱光处理 10 d 显著提高了葡萄叶片中叶绿素 a (Chl. a)、叶绿素 b (Chl. b) 和总叶绿素 (Chl. a + b) 含量; 处理 20 d 时, Chl. a 含量降低, Chl. b 含量比对照高 20.4%, Chl. a/b 极显著低于对照; 光照恢复至对照水平 10 d, 叶片 Chl. b 显著高于对照; Chl. a/b 值显著低于对照; 光照恢复 20 d 后, Chl. a

和 Chl. b 含量都显著升高, 但 Chl. a/b 仍低于对照; 恢复 50 d, 弱光处理叶片中 Chl. b 和 Chl. a + b 含量显著高于对照, Chl. a/b 与对照无显著差异 (表 3)。

表 2 弱光处理对‘巨峰’葡萄果实品质的影响 (2015-08-15)
Table 2 Effects of low light on the fruit quality and size of 'Kyoho' grape

处理 Treatment	可溶性固形物/ °Brix TSS	可滴定酸含量/% Titration acid	pH	花色苷/(mg·g ⁻¹) Anthocyanin	果实纵径/mm The vertical diameter	果实横径/mm The horizontal diameter
70%弱光处理 70% low light	14.17 ± 0.09**	0.50 ± 0.01**	3.73 ± 0.04*	0.61 ± 0.02**	24.27 ± 0.79**	22.39 ± 0.58
对照 Control	18.33 ± 0.69	0.42 ± 0.01	3.94 ± 0.02	1.26 ± 0.04	28.34 ± 0.44	23.20 ± 0.32

注: 处理间差异显著性为 $P < 0.05$ (*) 和 $P < 0.01$ (**). 下同。

Note: Significant difference at 0.05 (*) and 0.01 (**) levels. The same below.

表 3 弱光处理对葡萄叶片叶绿素含量的影响
Table 3 Effects of low light on chlorophyll of grape leaf

处理 Treatment	时间/d Time	Chl. a/ (mg·g ⁻¹ FW)		Chl. b/ (mg·g ⁻¹ FW)		Chl. a + b/ (mg·g ⁻¹ FW)		Chl. a/b	
		对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light
处理 Treatment	0	1.37 ± 0.03	1.45 ± 0.04	0.59 ± 0.01	0.59 ± 0.02	1.98 ± 0.04	2.04 ± 0.04	2.34 ± 0.02	2.45 ± 0.12
	10	1.27 ± 0.04	1.40 ± 0.04*	0.54 ± 0.01	0.64 ± 0.02**	1.81 ± 0.02	2.04 ± 0.05**	2.38 ± 0.13	2.19 ± 0.07
	20	1.49 ± 0.04	1.39 ± 0.04*	0.54 ± 0.01	0.65 ± 0.02**	2.04 ± 0.05	2.04 ± 0.06	2.76 ± 0.05	2.13 ± 0.02**
恢复光照 Recover light	30	1.38 ± 0.02	1.36 ± 0.01	0.55 ± 0.02	0.61 ± 0.03*	1.93 ± 0.03	1.98 ± 0.01	2.54 ± 0.05	2.23 ± 0.06**
	40	1.36 ± 0.02	1.63 ± 0.01**	0.55 ± 0.01	0.74 ± 0.01**	1.91 ± 0.03	2.37 ± 0.01**	2.50 ± 0.04	2.19 ± 0.02**
	70	1.34 ± 0.01	1.56 ± 0.02**	0.53 ± 0.01	0.61 ± 0.01**	1.87 ± 0.02	2.18 ± 0.03**	2.53 ± 0.02	2.55 ± 0.02

注: 5月10日开始遮光处理至5月31日揭去遮阳网。

Note: Low light treatment from 10th May to 31st May.

2.3 弱光处理下葡萄叶片光响应曲线及光合参数的动态变化

随着弱光处理时间的延长, 葡萄叶片光合速率不断下降, 光合响应曲线明显低于对照 (图 1)。

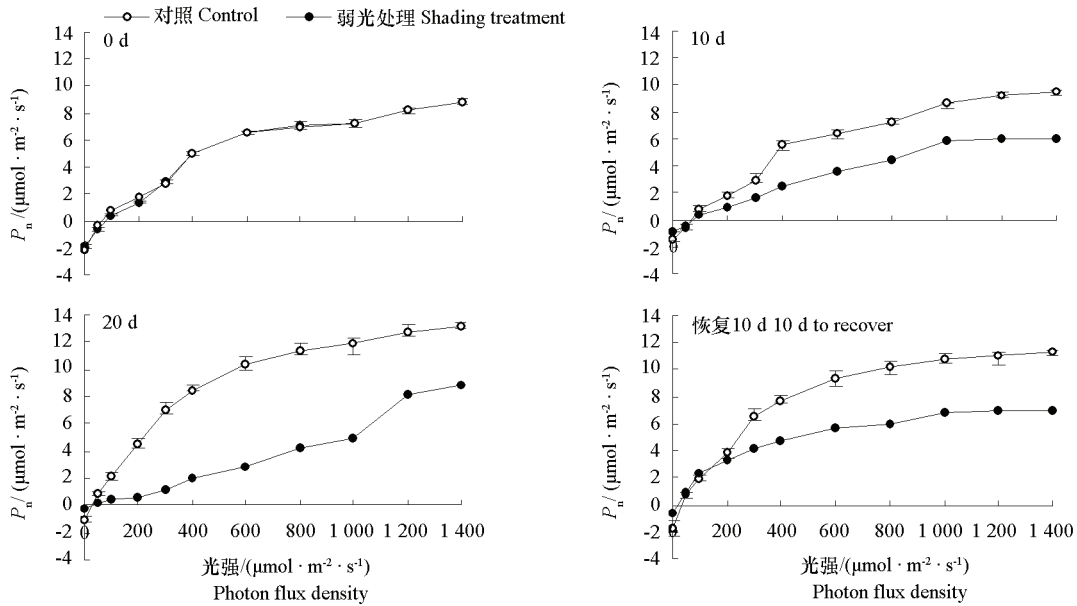


图 1 弱光处理对葡萄叶片光合速率的影响

Fig. 1 Effects of low light on photosynthetic rate of grape leaves

弱光处理极显著降低了处理组最大光合速率 ($P_{n,max}$)、表观量子效率 (AQY) 和暗呼吸速率 (R_d); 20 d 时, 处理组 AQY、 $P_{n,max}$ 和 R_d 分别仅为对照的 16.8%、57.5% 和 22.8%; 光照恢复至对照水平 10 d 时, 处理与对照之间的 $P_{n,max}$ 差值显著减小, AQY 与对照差异不显著, 但 $P_{n,max}$ 和 R_d 仍显著低于对照 (图 2)。

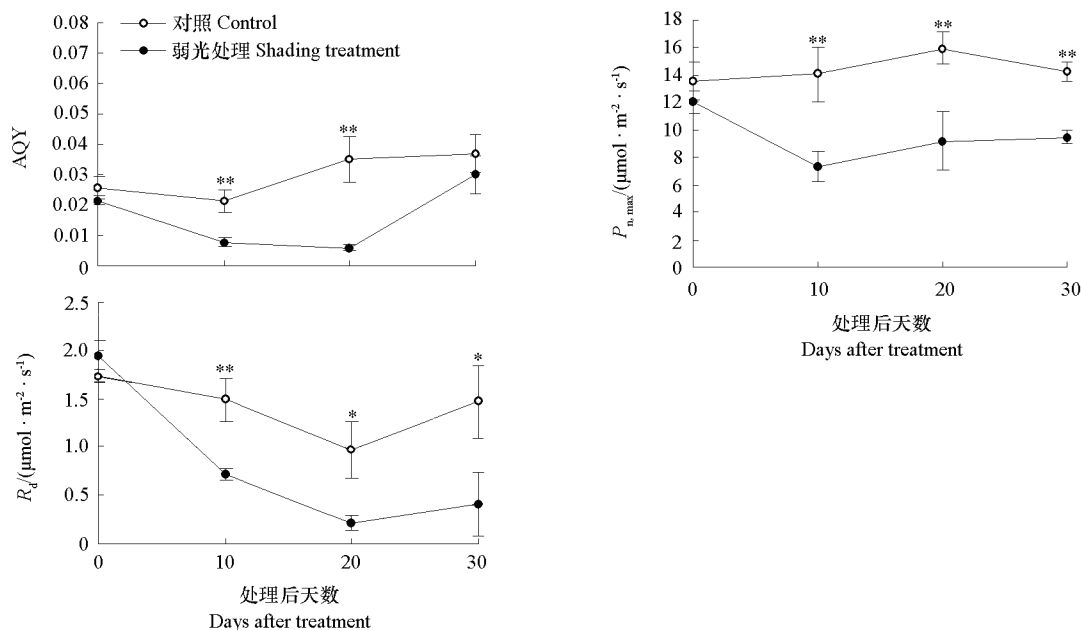


图 2 弱光处理对葡萄叶片光合参数的影响

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同。

Fig. 2 Effects of low light on photosynthetic parameters of grape leaves

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. The same below.

2.4 弱光处理对葡萄叶片叶绿素荧光的影响

如图 3 所示, 弱光处理期间, 叶片的暗中最大荧光产量 (F_m)、光下最大荧光产量 (F_m')、实际光化学效率 (ϕ_{PSII})、最大光化学效率 (F_v/F_m) 显著降低, 并随处理时间进一步下降; 光照恢复至对照水平 10 d 时, F_m 、 F_m' 、 F_v/F_m 和 ϕ_{PSII} 仍极显著低于对照。弱光处理 10 d 极显著降低了叶片光化学猝灭 (q_p), 显著升高非光化学猝灭 (NPQ); 处理 20 d 时 q_p 进一步降低, 是对照的 58%, NPQ 极显著高于对照; 光照恢复至对照水平 10 d 时, 处理叶片 q_p 仍低于对照, NPQ 高于对照。

2.5 弱光处理对葡萄叶片葡萄糖、果糖、蔗糖含量的影响

处理后 30 d 内 (盛花期后), 对照叶片葡萄糖、果糖、蔗糖保持在相对稳定的状态, 所占比例为 39.5%、42.2% 和 18.3%; 处理后 40 d (果实膨大期), 3 种糖含量迅速增加, 其中果糖比例 (56%) 增加, 葡萄糖比例 (32%) 降低; 处理后 70 d 时 (果实二次膨大期), 蔗糖比例迅速上升, 葡萄糖、果糖和蔗糖比例分别为 38.5%、39.6% 和 30% (表 4)。

弱光处理 10 d, 极显著降低了叶片果糖、葡萄糖、蔗糖含量, 处理 20 d 时可溶性总糖含量仅为对照的一半; 光照恢复至对照水平 10 d 时, 葡萄糖、果糖和蔗糖含量都增加, 但仍显著低于对照; 恢复 20 d 时, 葡萄糖、蔗糖含量迅速上升, 但与对照差异不显著, 其中葡萄糖比例 (41%) 增大, 而对照葡萄糖比例仅为 32%; 恢复 50 d 时, 与对照各组分含量及所占比例差异不显著 (表 4)。

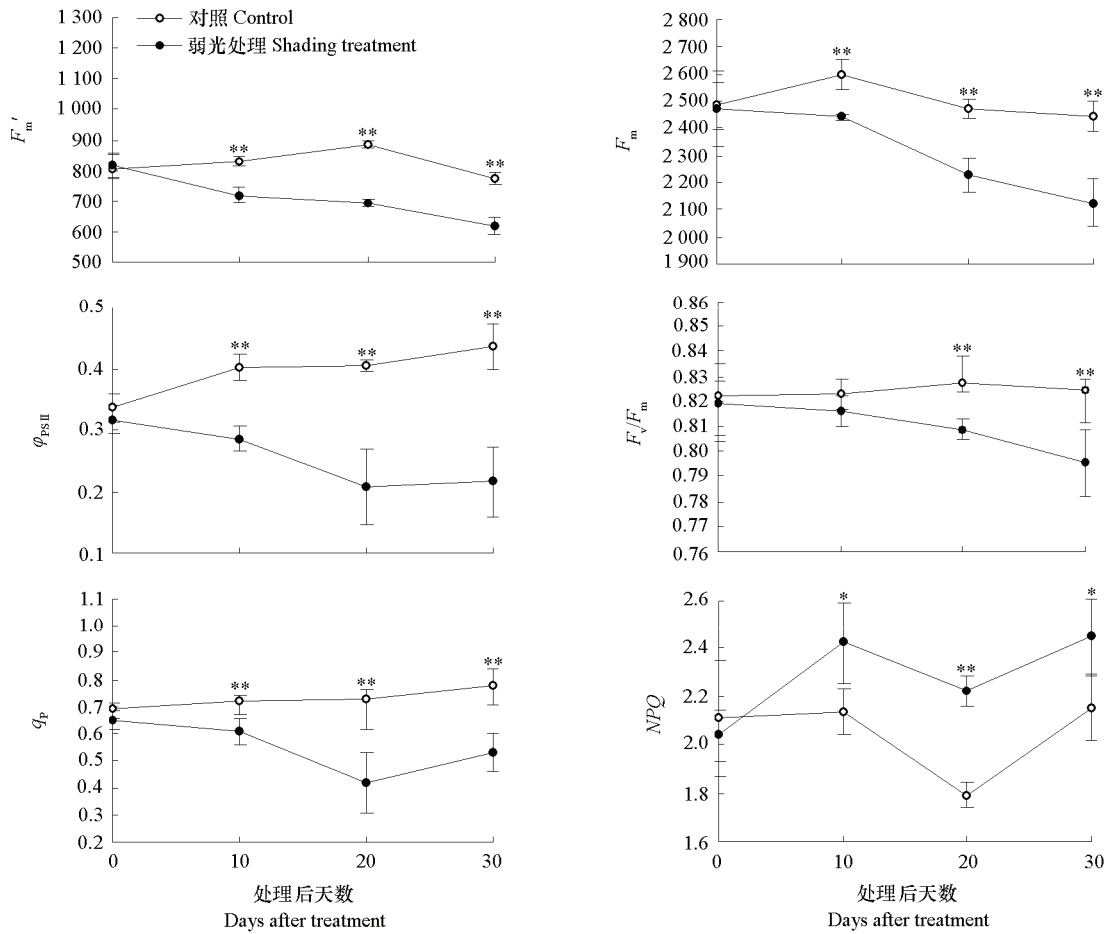


图3 弱光处理对葡萄叶片不同叶绿素荧光参数的影响
Fig. 3 Effects of low light on chlorophyll fluorescence parameters of grape leaves

表4 弱光处理对葡萄叶片果糖、葡萄糖、蔗糖含量的影响
Table 4 Effects of low light on the content of glucose, fructose and sucrose of grape leaves

处理 Treatment	时间/ d Time	果糖 Fructose		葡萄糖 Glucose		蔗糖 Sucrose		总和 All of above	
		对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light	对照 Control	弱光处理 Low light
处理 Treatment	0	7.76 ± 0.77	7.17 ± 0.74	8.34 ± 0.33	8.04 ± 0.09	2.87 ± 0.70	2.64 ± 0.28	18.97 ± 1.09	17.85 ± 0.54
	10	7.05 ± 0.63	4.69 ± 1.11**	6.66 ± 0.55	4.17 ± 0.28**	2.69 ± 0.16	1.64 ± 0.22**	16.40 ± 0.88	10.50 ± 1.25**
	20	8.20 ± 0.74	4.24 ± 0.22**	7.35 ± 0.65	4.13 ± 0.28**	2.80 ± 0.35	1.31 ± 0.46**	18.36 ± 1.62	9.67 ± 0.32**
恢复光照 Recover	30	6.99 ± 0.33	4.78 ± 0.45**	6.53 ± 0.81	5.06 ± 0.37**	3.03 ± 0.42	1.84 ± 0.14**	16.54 ± 1.31	11.68 ± 0.71**
	40	15.34 ± 0.29	11.15 ± 0.91**	8.86 ± 0.63	9.88 ± 0.83	3.40 ± 0.50	3.21 ± 0.22	27.60 ± 0.83	24.24 ± 1.52**
light	70	5.85 ± 0.48	6.15 ± 0.28	4.51 ± 0.94	4.66 ± 0.56	4.40 ± 0.52	4.08 ± 0.22	14.76 ± 1.42	14.88 ± 0.96

2.6 弱光处理对葡萄叶片光合酶基因和蔗糖磷酸合成酶基因表达的影响

由图4可以看出,弱光处理显著抑制了叶片 Rubisco 大、小亚基和 Rubisco 活化酶基因(CsRCA)的表达,处理20 d葡萄叶片 Rubisco 大亚基2(RbcL2)、Rubisco 小亚基(RbcS)和CsRCA表达分别下调88.2%、86.5%和61.0%;盛花后30 d(果实膨大期),叶片中 Rubisco 大亚基1(RbcL1)表达量迅速上升,显著高于其他亚基,但弱光处理的叶片RbcL1表达显著低于对照。恢复至对照水平

10 d 时, *RbcS* 和 *CsRCA* 表达量极显著低于对照, *RbcL2* 与对照无显著差异; 恢复 50 d 时, *RbcL1* 仍显著低于对照, *RbcL2*、*RbcS* 和 *CsRCA* 与对照无显著差异。

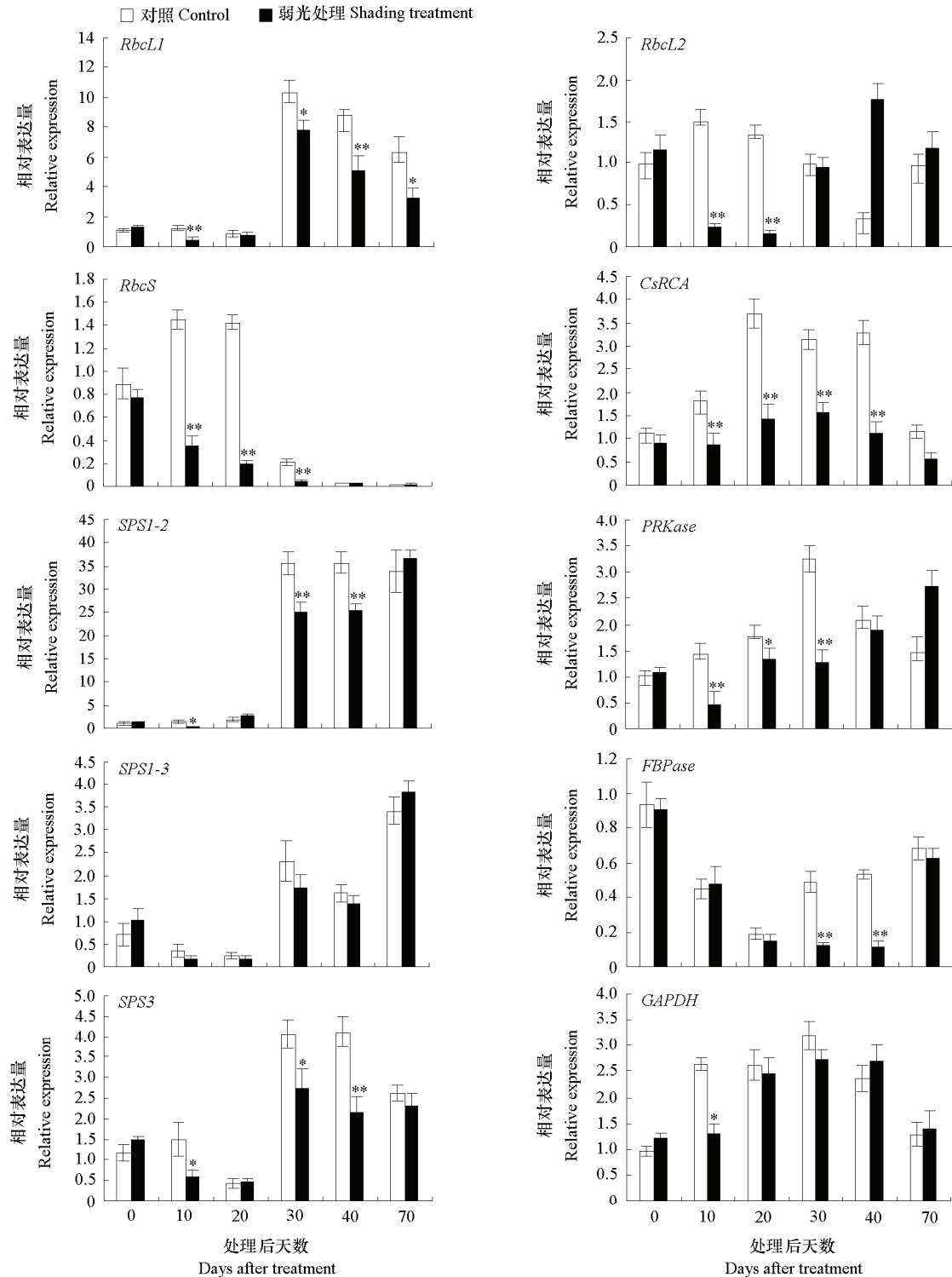


图 4 弱光处理对葡萄叶片不同光合酶及蔗糖磷酸合成酶基因表达的影响
 Fig. 4 Effects of low light on the relative expression of photosynthetic enzyme genes and SPS gene

弱光处理 10 d 显著抑制了叶片甘油醛 - 3 - 磷酸脱氢酶 (GAPDH) 和核酮糖 - 5 - 磷酸激酶 (PRKase) 基因表达, 处理 20 d 时, GAPDH 表达与对照差异不显著; 恢复至对照水平 20 d 时, PRKase 表达与对照差异不显著。葡萄坐果后, 随着果实生长发育, 叶片中果糖 - 1,6 - 二磷酸酶 (FBPase) 基因表达呈 U 型曲线趋势, 先下降, 后上升。弱光处理期间, 叶片 FBPase 表达与对照无显著差异; 恢复光照至对照水平 10 d 时, FBPase 表达显著低于对照, 恢复 50 d 时与对照无显著差异 (图 4)。

弱光处理开始后 20 d, 对照叶片蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 基因 *SPSI-2*、*SPSI-3*、*SPS3* 的表达水平较低, 光照恢复 10 d (果实膨大期), 三者表达都迅速上调, *SPSI-2* 表达显著高于其他 SPS 基因。弱光处理 10 d, 叶片 *SPSI-2* 和 *SPS3* 表达量显著下调, 对 *SPSI-3* 的表达影响不显著; 恢复光照至对照水平 20 d, *SPSI-2* 和 *SPS3* 仍显著低于对照; 恢复 50 d 时, *SPSI-2*、*SPSI-3* 和 *SPS3* 的表达量与对照均无显著差异 (图 4)。

3 讨论

叶绿素 b 有助于利用漫射光中较短波长的蓝紫光, 提高叶绿体捕光能力, 均衡激发光能在光系统和电子传递间的分配, 维持较大比例的捕光色素, 从而可吸收更多的光量子 (Krishnasamy & Wang, 1990; Cornah et al., 2003)。弱光条件下, 拟南芥叶片的叶绿素酸脂 a 氧化酶 (CAO) 的表达量增加, 活性增强, 催化 Chl. a 向 Chl. b 转化, 同时弱光影响叶绿素合成前体 5 - 氨基乙酰丙酸 (ALA) 的生物合成, 导致叶绿素总量的变化, 这可能是弱光环境中叶片 Chl. b 含量增加、Chl. a/b 比例下降最主要原因 (Tanaka & Tanaka, 2005; 安玉艳 等, 2016)。本试验中, 弱光处理后葡萄叶片中叶绿素含量变化与此一致, 进一步验证叶片 Chl. b 含量增加和 Chl. a/b 降低, 可能是葡萄植株应对弱光胁迫的一种适应性改变, 以提高弱光条件下的叶片的捕光能力。

叶绿素荧光参数反映了光合系统 II (PS II) 的活性, 实际光化学速率 (ϕ_{PSII}), 表示光下植物叶片用于电子传递的能量占所捕获光能的比例 (Krause & Weis, 1991)。 F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量, 可以反应 PS II 反应中心内光能转化效率 (He et al., 2008)。光化学猝灭 (q_p) 是光化学反应引起的荧光产量的降低, 表示开放的反应中心占总 PS II 反应中心的比例, 非光化学猝灭 (NPQ) 反映 PS II 吸收的光能以热能形式耗散的那部分光能 (Genty et al., 1989; Bolh ar-Nordenkampff &  quist, 1993)。本试验中, 随着弱光时间延长, q_p 显著降低, NPQ 升高, ϕ_{PSII} 和 F_v/F_m 显著降低, 表明 PS II 反应中心中开放反应中心的比例降低, 热耗散增加, 实际光化学速率降低, PS II 反应中心内光能转化效率降低, 并表现为叶片净光合速率 P_n 下降。恢复正常光照后, 叶绿素荧光参数的测定值反映了 PS II 的活性在 10 d 内仅得到部分恢复, 表明弱光胁迫的积累效应对 PS II 伤害在短期内不可逆。

卡尔文循环中, 核酮糖 - 1,5 - 二磷酸 (Rubisco)、甘油醛 - 3 - 磷酸脱氢酶 (GAPDH)、果糖 - 1,6 - 二磷酸酶 (FBPase)、核酮糖 - 5 - 磷酸激酶 (PRK) 是受光照调节的关键酶 (Krause & Stitt, 1991)。Rubisco 是光合碳同化过程中的关键酶, 在逆境胁迫中对植物维持光合作用起到重要作用 (Parry & Keys, 2002; Flexas et al., 2006)。Rubisco 活化酶 (RCA) 对 Rubisco 具有催化活力、进行催化反应必不可少 (李卫芳 等, 2002)。PRKase 是卡尔文循环中参与 CO₂ 固定的关键酶; GAPDH 在卡尔文循环中催化 3 - 磷酸甘油酸 (3-PGA) 还原成 3 - 磷酸甘油醛, 因此 GAPDH 直接影响光合环的运转效率及光合产物的积累 (郭丽红 等, 2006)。弱光处理下, 黄瓜叶片 GAPDH 表达水平显著降低 (毕焕改 等, 2011)。本试验中, 弱光处理显著下调了 Rubisco 大、小亚基, *CsRCA*, *PRKase* 和 *GAPDH* 的表达, 与黄瓜的弱光研究中的结果 (姜振升 等, 2010; 毕焕改 等, 2011) 一致。同

时光合酶基因表达的下调与净光合速率一致, 说明光合酶基因表达下调可能与弱光环境共同导致了光合速率的下降。光照恢复至对照水平 20 d 后, 叶片的 *RbcL1*、*CsRCA* 和 *FBPase* 表达仍低于对照, 恢复 50 d 后仅 *RbcL1* 表达低于对照, 说明长时间弱光胁迫对光合酶基因表达的抑制在短期内不可恢复, 较长时间的正常光照可以降低影响, 但不能完全消除对 *RbcL1* 表达的影响。

光合产物主要以蔗糖形式输送到其他部位 (Coombe, 1992), 在植物体内, 蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 与蔗糖积累呈显著正相关 (王宁宁 等, 2000; 张玉 等, 2004), 研究表明光照能增加菠菜和香蕉中 SPS 活性 (Klein et al., 1993; Choudhury et al., 2008), 葡萄糖会诱导甜菜 SPS 基因的表达 (Hesse et al., 1995)。FBPase 是蔗糖合成速度的调节酶, 在细胞质中它能不可逆地催化丙糖磷酸转化为蔗糖反应的第一步 (Daie & Cytosoli, 1993), 在黑暗、低温等逆境条件下, 该酶的活性及 mRNA 表达水平都降低 (van Heerden, 2003; 张东方 等, 2005)。本研究中, 弱光处理显著降低叶片葡萄糖、果糖和蔗糖含量, 同时抑制了 *SPS1-2* 和 *SPS3* 表达, 葡萄果实膨大期 (处理开始后 30 d), 对照叶片中 SPS 和 *FBPase* 表达显著上调, 40 d 时对照叶片葡萄糖、果糖和蔗糖含量大幅上升, 此时弱光处理葡萄植株光照恢复至对照水平 20 d, 叶片葡萄糖比例显著增加, 而 *SPS1-2*、*SPS3* 和 *FBPase* 表达仍显著低于对照; 处理开始后 70 d, 对照组叶片中蔗糖比例显著增加, 弱光处理组叶片 *SPS1-2*、*SPS1-3* 表达略高于对照, 葡萄糖、果糖和蔗糖含量与对照水平一致。进一步证明了 SPS 和 *FBPase* 的表达与蔗糖合成相关, 弱光处理下调了叶片中 *SPS1-2* 和 *SPS3* 表达, 降低了叶片可溶性糖的合成。

弱光下植物的功能叶片光合产物输出比率显著降低, 向各器官的分配比率也发生了变化 (王兴银和张福墁, 2000)。在葡萄果实第一快速生长期, 大量光合产物转运入果实中, 用于细胞分裂, 增加细胞数量, 果实中的含糖量很低 (陶然, 2014), 在桃上的研究表明, 弱光处理降低了桃的果实大小, 改变桃的果形指数 (范爽, 2006)。葡萄果实发育过程中, 花色苷合成与可溶性固形物含量呈正相关 (王博, 2013)。本试验中, 盛花后弱光处理 20 d 显著降低了葡萄果实纵径, 减少了果实中可溶性固形物含量, 降低了果皮中的花色苷含量, 说明弱光处理减少了葡萄叶片的同化物合成和运输, 降低了果实中的物质积累, 影响了果实细胞发育和品质形成, 导致葡萄果形指数改变, 果实品质降低。

综上所述, 弱光条件下, 葡萄叶片的叶绿素 b 含量升高、叶绿素 a/b 降低从而提高叶片对弱光的光捕捉能力; 但长时间弱光处会导致光化学效率降低, 光合中心受损及光合酶和蔗糖磷酸合成酶酶基因表达受到抑制, 这些均是造成光合速率下降的关键指标, 最终导致光合产物的积累减少, 果实变小, 品质下降。

References

- Ai Xizhen, Wang Xiufeng, Cui Zhifeng, Wang Zhenlin. 2006. Effect of calcium on photosynthesis of cucumber under low light intensity and sub-optimal temperature. *Scientia Agricultura Sinica*, 39 (9): 1865 - 1871. (in Chinese)
艾希珍, 王秀峰, 崔志峰, 王振林. 2006. 钙对弱光亚适温下黄瓜光合作用的影响. *中国农业科学*, 39 (9): 1865 - 1871.
- An Yuyan, Zhang Liying, Feng Xinxin, Tian Fan, Li Jie, Wang Liangju. 2016. Effect of 5-aminolevulinic acid on low light tolerance of apple leaves. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, (5): 987 - 995. (in Chinese)
安玉艳, 张丽颖, 冯新新, 田凡, 李洁, 汪良驹. 2016. 5-氨基乙酰丙酸对苹果叶片耐弱光能力的影响. *西北植物学报*, (5): 987 - 995.
- Bi Huan-gai, Wang Mei-ling, Jiang Zhen-sheng, Dong Xu-bing, Ai Xi-zhen. 2011. Impacts of suboptimal temperature and low light intensity on the activities and gene expression of photosynthetic enzymes in cucumber seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22 (11): 2894 - 2900. (in Chinese)

- 毕焕改, 王美玲, 姜振升, 董绪兵, 艾希珍. 2011. 亚适温弱光对黄瓜幼苗光合酶活性和基因表达的影响应用. 生态学报, 22 (11): 2894 - 2900.
- Bilger W, Schreiber U. 1986. Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. Photosynthesis Research, 10 (3): 303 - 308.
- Bolh ar-Nordenkamp H R,  quist G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research//Hall D O, Scurlock J M O, Bolh ar-Nordenkamp H R, Leegood R C, Long S P. Photosynthesis and production in a changing environment. Berlin: Springer Netherlands: 193 - 206.
- Chen Gen-yun, Miao You-gang, Li Li-ren. 1993. Effect of light and protein synthesis inhibitors on gene expression of RubisCO and RubisCO subunit binding protein. Acta Phytophysiological Sinica, 19 (3): 243 - 249. (in Chinese)
- 陈根云, 缪有刚, 李立人. 1993. 光和蛋白合成抑制剂对水稻 RubisCO 大、小亚基和 RubisCO 亚基结合蛋白基因表达的影响. 植物生理学报, 19 (3): 243 - 249.
- Choudhury S R, Roy S, Sengupta D N. 2008. Characterization of transcriptional profiles of MA-ACS1, and MA-ACO1, genes in response to ethylene, auxin, wounding, cold and different photoperiods during ripening in banana fruit. Journal of Plant Physiology, 165 (18): 1865 - 1878.
- Coombe B G. 1992. Research on development and ripening of the grape berry. American Journal of Enology & Viticulture, 43 (1): 101 - 110.
- Cornah J E, Terry M J, Smith A G. 2003. Green or red: what stops the traffic in the tetrapyrrole pathway. Trends in Plant Science, 8 (5): 224 - 230.
- Daie J, Cytosoli C. 1993. Fructose-1,6-bisphosphatase: a key enzyme in the sucrose biosynthetic pathway. Photosynthesis Research, 38 (1): 5 - 14.
- Ding Xiao-tao, Jin Hai-jun, Zhang Hong-mei, Yu Ji-zhu. 2011. Changes of illuminations and light transmissivities in different greenhouses. China Cucurbits and Vegetables, 24 (1): 1 - 4. (in Chinese)
- 丁小涛, 金海军, 张红梅, 余纪柱. 2011. 不同设施光照度日变化及透光率的研究. 中国瓜菜, 24 (1): 1 - 4.
- Fan Shuang. 2006. Studies on the characteristics of distribution of ¹⁴C-assimilates in peach under different light conditions of protected culture [Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 范爽. 2006. 设施不同光环境对桃树 ¹⁴C 同化物分配特性及果实品质的影响 [博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Flexas J, Ribas-Carb  M, Hanson D T, Bota J, Otto B, Cifre J, McDowell N, Medrano H, Kaldenhoff R. 2006. Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. Plant J, 48: 427 - 439.
- Ge Jing, Pang Lei, Li Ye-yun, Jiang Chang-jun. 2013. Determination of soluble sugar in tea plant by HPLC-ELSD and its relationship with freezing resistance. Journal of Anhui Agricultural University, (3): 470 - 473. (in Chinese)
- 葛菁, 庞磊, 李叶云, 江昌俊. 2013. 茶树可溶性糖含量的 HPLC-ELSD 检测及其与茶树抗寒性的相关分析. 安徽农业大学学报, (3): 470 - 473.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochemical et Biophysical Acta (BBA) -General Subjects, 990 (1): 87 - 92.
- Guo Lihong, Cheng Wei, Wang Debin. 2006. The discussion about C-3 photosynthetic carbon reduction cycle in teaching. Plant Physiology Communications, (2): 296 - 298. (in Chinese)
- 郭丽红, 程威, 王德斌. 2006. “卡尔文循环”教学中的几个问题探讨. 植物生理学通讯, (2): 296 - 298.
- Han Chongli. 2008. Studies on the photosynthetic physiological characteristics of *Citrus sinensis* cv. Newhall leaves under low light stress [Ph. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 韩春丽. 2008. 弱光下纽荷兰脐橙光合生理特性研究 [博士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- He Fang-fang, Gu Xu-dong, Xu Jia-liang. 2006. Studies on heat resource change in Shanghai since the 1990's. Journal of Natural Resources, (4): 559 - 566. (in Chinese)
- 贺芳芳, 顾旭东, 徐家良. 2006. 20 世纪 90 年代以来上海地区光能资源变化研究. 自然资源学报, (4): 559 - 566.
- He J Y, Ren Y F, Zhu C, Yan Y P, Jiang D A. 2008. Effect of Cd on growth, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence of wild and Cd-sensitive mutant rice. Photosynthetica, 46 (3): 466 - 470.
- Hesse H, Sonnwald U, Willmitzer L. 1995. Cloning and expression analysis of sucrose phosphate synthase from sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Mol

- Gen Genet, 247 (4): 515 - 520.
- Jiang Zhen-sheng, Sun Xiao-qi, Ai Xi-zhen, Wang Mei-ling, Bi Huan-gai, Wang Hong-tao. 2010. Responses of Rubisco and Rubisco activase in cucumber seedlings to low temperature and weak light. Chinese Journal of Applied Ecology, 21 (8): 2045 - 2050. (in Chinese)
- 姜振升, 孙晓琦, 艾希珍, 王美玲, 毕焕改, 王洪涛. 2010. 低温弱光对黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的影响. 应用生态学报, 21 (8): 2045 - 2050.
- Jin Limei. 2012. Variation characteristics of sunshine duration and its influencing factors in Shanghai in recent 50 years. Meteorological Science and Technology, (2): 293 - 298. (in Chinese)
- 靳利梅. 2012. 近 50 年上海地区日照时数的变化特征及影响因素. 气象科技, (2): 293 - 298.
- Klein R R, Crafts-Brander S J, Salvucci M E. 1993. Cloning and developmental expression of the sucrose phosphate synthase gene from spinach. Planta, 190 (4): 498 - 510. (in Chinese)
- Krapp A, Stitt M. 1991. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin-cycle enzymes, and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transpiration stream. Planta, 186 (1): 58 - 69.
- Krause G H, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review of Plant Biology, 42 (1): 313 - 349.
- Krishnasamy S, Wang W Y. 1990. Purification of the second enzyme of chlorophyll biosynthesis from *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Physiol, 93: 58 - 62.
- Li Cuiping. 2013. The effect of *LeGGPS2*, *AtCAO* and *AtHEMA1* on low light tolerance of tobacco [Ph. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 李翠萍. 2013. *LeGGPS2*、*AtCAO* 与 *AtHEMA1* 基因对烟草耐弱光性的影响 [博士论文]. 重庆: 西南大学.
- Li Weifang, Wang Zhong, Han Ying, Gu Yunjie. 2002. Purification and activity characteristics of Rubisco activase from wheat leaves. Scientia Agricultura Sinica, 35 (8): 929 - 933. (in Chinese)
- 李卫芳, 王忠, 韩鹰, 顾蕴洁. 2002. 小麦 Rubisco 活化酶的纯化及其活性特性. 中国农业科学, 35 (8): 929 - 933.
- Li Ying, Zhang Ruijia, Zhang Weida, Li Zheng, Lu Shanshan, Gu Qiaoying, Shan Chuanlun, Zhang Caixi, Wang Shiping, Xu Wenping. 2015. Screening of low light tolerance grape cultivars based on analysis of photosynthetic characteristics in protected cultivation. Journal of Fruit Science, 32 (5): 885 - 893. (in Chinese)
- 李瑛, 张睿佳, 张伟达, 李政, 陆姗姗, 顾巧英, 单传伦, 张才喜, 王世平, 许文平. 2015. 基于光合特性的设施栽培耐弱光葡萄品种筛选. 果树学报, 32 (5): 885 - 893.
- Ling Jiangang, Kang Mengli, Yu Jingfen, Zhu Hongfeng, Zhu Lin, Shang Haitao. 2014. Research of digital quality assessment on south facility grape. The Food Industry, 35 (4): 94 - 96. (in Chinese)
- 凌建刚, 康孟利, 俞静芬, 朱洪峰, 朱琳, 尚海涛. 2014. 南方设施葡萄数字化品质评估技术研究. 食品工业, 35 (4): 94 - 96.
- 刘家尧, 刘新. 2010. 植物生理学实验教程. 北京: 高等教育出版社.
- Oda Y. 1997. Effects of light intensity, CO₂ concentration and leaf temperature on gas exchange of strawberry plants-Feasibility studies on CO₂ enrichment in Japanese conditions. Acta Horticulturae, 439 (439): 563 - 574.
- Parry M A J, Keys A J. 2002. Rubisco activity: effects of drought stress. Annals of Botany, 6: 833 - 839.
- Sui Xiao-lei, Zhang Bao-xi, He Hong-ju, Mao Sheng-li, Wang Li-hao, Zhang Zhen-xian. 2006. Effects of weak light on fruit setting and quality of different genotype of *Capsicum*. Journal of Shenyang Agricultural University, (3): 356 - 359. (in Chinese)
- 睢晓蕾, 张宝玺, 何洪巨, 毛胜利, 王立浩, 张振贤. 2006. 弱光对不同基因型辣椒坐果和果实品质的影响. 沈阳农业大学学报, (3): 356 - 359.
- Tanaka R, Tanaka A. 2005. Effects of chlorophyllide a, oxygenase overexpression on light acclimation in *Arabidopsis thaliana*. Photosynthesis Research, 85 (3): 327 - 340.
- Tao Ran. 2014. Study on starch metabolism and expression analysis of aroma gene during grape berry development [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 陶然. 2014. 葡萄果实发育阶段淀粉代谢分子机理与香气相关基因表达分析 [硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- van Heerden P D R, Krüger G H J, Loveland J E, Parry M A J, Foyer C H. 2003. Dark chilling imposes metabolic restrictions on photosynthesis in

- soybean. *Plant Cell & Environment*, 26 (2): 323 - 337.
- Wang Bo. 2013. Study on the mechanism of improved anthocyanin biosynthesis under root restriction in table grape berry skin [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 王 博. 2013. 根域限制促进鲜食葡萄果皮花色苷合成的机制研究 [博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Wang Ningning, Zhu Jianxin, Wang Shufang, Zhu Liangji. 2000. The effect of matrine on sucrose biosynthesis in wheat flag leaves. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nankaiensis (Natural Science Edition)*, 33 (1): 19 - 22. (in Chinese)
- 王宁宁, 朱建新, 王淑芳, 朱亮基. 2000. 苦参碱对小麦旗叶中蔗糖磷酸合成酶活性的调节. *南开大学学报 (自然科学版)*, 33 (1): 19 - 22.
- Wang S, Okamoto G, Hirano K, Lu J, Zhang C. 2001. Effects of restricted rooting volume on vine growth and berry development of Kyoho grapevines. *American Journal of Enology & Viticulture*, 52 (3): 248 - 253.
- Wang Xingyin, Zhang Fuman. 2000. Influence of poor light on the distribution pattern of assimilate of cucumber in solar greenhouse. *Journal of China Agricultural University*, (5): 36 - 41. (in Chinese)
- 王兴银, 张福埭. 2000. 弱光对日光温室黄瓜光合产物分配的影响. *中国农业大学学报*, (5): 36 - 41.
- Zhang Baoyu. 2009. Study on light response curves of photosynthesis of grapevine cultivars [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 张保玉. 2009. 葡萄光合作用光响应曲线的研究 [硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Zhang Dong-fang, Zhang Jian-guo, Huang Zhuo-lie. 2005. The comparison of photosynthate translocation of Huahang No.1 and Huahang No.8 with their original cultivars. *Journal of South China Agricultural University*, 26 (3): 10 - 13. (in Chinese)
- 张东方, 张建国, 黄卓烈. 2005. 华航一号和华航八号与原品种剑叶光合产物输出的比较. *华南农业大学学报*, 26 (3): 10 - 13.
- Zhang Qide, Tang Chongqin, Lin Shiqing, Lou Shiqing, Kuang Tingyun. 1988. Effect of light intensity on photosynthetic characteristics of wheat seedling. *Bulletin of Botany*, 30 (35): 508 - 514. (in Chinese)
- 张其德, 唐崇钦, 林世青, 娄世庆, 匡廷云. 1988. 光强度对小麦幼苗光合特性的影响. *植物学报*, 30 (35): 508 - 514.
- Zhang Yu, Chen Kunsong, Zhang Shanglong, Wang Jianhua. 2004. Sugar metabolism and its regulation in postharvest ripening kiwifruit. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30 (3): 317 - 324. (in Chinese)
- 张 玉, 陈昆松, 张上隆, 王建华. 2004. 猕猴桃果实采后成熟过程中糖代谢及其调节. *植物生理与分子生物学报*, 30 (3): 317 - 324.
- 赵世杰, 史国安, 董新纯. 2002. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社: 55 - 60.
- Zhou Wei-dong, Zhu Jie-hua, Wang Yan-qin, Li Jun. 2008. Change characteristics of Shanghai's agroclimatic resources in the last hundred years. *Resources Science*, 30 (5): 642 - 647. (in Chinese)
- 周伟东, 朱洁华, 王艳琴, 李 军. 2008. 上海地区百年农业气候资源变化特征. *资源科学*, 30 (5): 642 - 647.