

甜樱桃光合特性研究进展

艾佳音, 周朝辉, 何明莉, 张琪静*

(辽宁省果树科学研究所, 辽宁营口 115009)

摘 要:甜樱桃多数品种存在净光合“午休”现象, 乔化砧木对低浓度 CO_2 及高光照度的利用能力高于矮化砧木。树体新梢中部节位5~7节叶片 P_n 值最高, 梢部叶片 P_n 值最低, 树冠 P_n 值南面>东面>西面>北面, 树冠上层叶片的最大净光合速率($P_{n\max}$)、暗呼吸速率(R_d)、光饱和点(L_{sp})和光补偿点(L_{cp})均极显著高于下层。甜樱桃叶片叶绿素(Chl)含量与能量转换效率相关, 较高的叶绿素a/叶绿素b(Chl a/Chl b)值利于增强树体的光合能力与适应性, 树体的碳素同化物主要以山梨醇的形式从叶片输出, 源库调节可以更好地控制光合作用与干物质生产和分配。此外, 夏季自然光照下的甜樱桃叶片 P_n 呈总体下降趋势, 遮阴处理能缓解降低趋势, 短期的 CO_2 浓度升高会提高树体的 L_{sp} 和 P_n , 缓解高温、干旱、水涝、盐度非生物胁迫对氧化应激的伤害。

关键词:甜樱桃; 光合作用; 源库关系; 避雨栽培

中图分类号: S662.5

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2023)06-1235-10

Research progress in sweet cherry photosynthesis

AI Jiayin, ZHOU Chaohui, HE Mingli, ZHANG Qijing*

(Liaoning Institute of Pomology, Yingkou 115009, Liaoning, China)

Abstract: Sweet cherry has the highest intensity of photosynthesis among all stone fruit crops. Physiological fruit drop contributes to low fruit yields, which is closely related to leaf photosynthetic rate, carbon fixation and biomass accumulation. Studies on photosynthetic physiology to use limited lighting resources and to improve the photosynthetic utilization provide a theoretical basis for increasing and stabilizing yield in sweet cherry. (1) Internal factors: The diurnal variation of photosynthetic rate of most sweet cherry varieties shows a “bimodal” pattern, and there is an obvious “noon break” phenomenon. Some cherry varieties are affected by stomatal restriction, which leads to changes in P_n , while others are not. When the photosynthesis is approaching “noon break”, C_i does not decrease but increases, and the supply of CO_2 in leaves does not decrease, indicating that the formation of “noon break” is not caused by the decrease of G_s . Rootstock genotype affects all physiological parameters. The contents of total chlorophyll and total carotenoid, and chlorophyll a / chl b (Chla / Chlb) values in the leaves of scion varieties on dwarf rootstocks are always higher than those on vigorous rootstocks. Dwarf rootstocks have a strong regulatory effect on the photosynthesis of scion varieties. When the content of chlorophyll in leaves is high, the energy conversion efficiency is high and the photosynthetic capacity is strong. Carotenoids in leaves can absorb residual light energy, which prevents membrane lipid peroxidation and protects photosynthetic function. Rubisco protein level shows an increasing trend after the release of dormancy in sweet cherry, during ecological dormancy and until green shoot stage, indicating that the carbon assimilation capacity increases in these development stages, resulting in the gradual increase of fresh and dry weight of sweet cherry buds. The ratio of ^{13}C fixed and transported to vegetative branches in leaves of fruiting branches and non-fruiting branches is low. The ^{13}C (60%–80%) contribution in leaves

收稿日期: 2022-07-04

接受日期: 2022-12-05

基金项目: 国家桃产业技术体系樱桃熊岳综合试验站(CARS-30-ZY-25)

作者简介: 艾佳音, 女, 助理研究员, 硕士, 研究方向为设施樱桃栽培生理研究。Tel: 15009840803, E-mail: 740725281@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 15840798377, E-mail: qijingzhang@hotmail.com

of fruiting branches to fruit is higher than that of non-fruiting branches (30%–70%) and vegetative branches (17%–60%), which provides useful physiological information for pruning and fruit load regulation. The radiation conditions in the canopy are changed by summer pruning to affect the sugar distribution in the cherry tree. It should be noted that the crown should not be too large during pruning, and the branches are not easy to be too dense, otherwise it is not conducive to photosynthetic accumulation, resulting in reduced fruit quality. (2) External factors: The photosynthetic characteristics and yield of super slender spindle system are higher than those of V-shaped tree shape, at $4.0 \times$ Under the planting density of 4.5 m, the photosynthetic capacity, yield and fruit quality of sweet cherry Rabins are the best, followed by $4.0 \text{ m} \times 5.0 \text{ m}$, and $3.5 \text{ m} \times 4.0 \text{ m}$ is the worst. Mulching culture can significantly promote the bud break and branching of sweet cherry, and make the current shoots grow rapidly. The length, thickness, palisade tissue quality and leaf area of new shoots under mulching culture are significantly higher than those of the control, which can significantly increase the chlorophyll content in cherry leaves with the increased photosynthetic efficiency. The ability of cherry tree to use weak light under rain sheltered cultivation has been significantly improved, which could increase the accumulation of photosynthetic products in the tree, and improve the yield and quality of fruit. Finally, photosynthesis, protein synthesis, enzyme activity, lipid and hormone metabolism will be affected when salt stress occurs. Severe salt stress leads to damage of photosynthetic system and inhibition of photosynthesis in sweet cherry. (3) Environmental factors: Fruit trees normally carry out photosynthesis at 10–35 °C, and the optimum temperature is 25–30 °C. Under suitable light conditions, the chlorophyll content and photosynthetic rate of plants increase, while the respiratory rate decreases. Increased light causes increased temperature, increased transpiration excessive water loss in leaf cells and increased cell osmotic pressure, resulting in stomatal closure, reduced cell absorption of CO_2 , and reduced dark reaction of photosynthesis. Low light intensity can reduce transpiration and cell osmotic pressure, open stomata, absorb more CO_2 , and enhance the dark reaction of photosynthesis. Proper shading could protect cell membrane, leaf water status and photosynthetic pigments. Flooding conditions inhibit root growth, absorption, transportation and other activities, resulting in the inhibited growth aboveground. Under severe drought stress, the total chlorophyll, chlorophyll a and chlorophyll b contents in leaves show a downward trend. Elevated CO_2 concentration in the atmosphere has both positive and negative effects. Additionally, elevated CO_2 will increase the photosynthetic rate of light saturated net leaves of plants, thus increasing the biomass. (4) Research prospects aim to clarify the basic photosynthetic attributes of sweet cherry, explore the physiological and ecological factors of photosynthesis of sweet cherry + gene and protein engineering, study the photosynthesis mechanism of sweet cherry, clarify the structure of photosynthetic organs of sweet cherry leaves and the molecular structure of photosynthetic membrane proteins and their relationship with function + the method of combining the new generation of transgenic technology with molecular mechanism design, and cultivate new sweet cherry varieties with high light efficiency as well as provide a basis for high and stable yield.

Key words: Sweet cherry; Photosynthesis; Source-sink relationship ; Rain shelter cultivation

甜樱桃 (*Prunus avium* L.) 自 19 世纪 70 年代引种到中国, 已成为北方地区发展最快、经济效益最高的果树之一^[1], 甜樱桃和酸樱桃的净 CO_2 同化率 (A) 高于其他核果类果树, 喜光性较强^[2], 幼果期生理落果严重是限制产量的主要因素, 与叶片光合速率、碳

固定量及生物量的积累密切相关^[3], 开展光合生理研究, 合理利用有限光照资源, 提高甜樱桃树体光合效率, 为增产稳产提供理论基础。

甜樱桃初始开花和早期果实生长取决于树体可调动的冬季积累的碳水化合物, 积累量最高的贮

藏器官是上一年根和树干、树枝和芽中的组织中,大多数同化物是由果实附着的同一枝条上的叶片提供的,山梨醇构成了大部分可溶性碳水化合物,芽体萌动3~4周叶面积达到最大值^[4],果实发育的第二阶段,叶片光合速率增加到 $18\sim 20\text{ mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,并保持到收获,日间净光合速率(P_n)从早晨增加到 $20\text{ mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,并保持到日落。结果树和非结果树的叶片碳水化合物水平均在果实生长的第二阶段开始下降,果树1年生和2年生枝条叶片和木质部的碳水化合物含量较低^[5]。尽管在非结构性碳水化合物水平上存在差异,但在季节性或日间的结果树和非结果树中 P_n 没有差异。结果树新梢叶片的 P_n 高于短果枝叶片,结果树有果的短枝叶片 P_n 高于结果树和非结果树无果短枝叶片的 P_n ^[6]。干物质在不同器官组织间的分配取决于每组器官的数量及其库强度,输入光合同化物的器官为库,包括幼叶、果实和根等,输出同化物的器官为源,一般是指成熟的叶片。源库调节可以更好地控制光合作用和干物质生产和分配的机制,果实负荷的增加导致单位叶面积干物质产量的增加和分配到果实的增加,但减少了果实大小、果实干物质百分比、分配到新梢生长的干物质,还会影响木质组织增厚,不利于根系生长。同时,短促的果实发育期加大了果实库源效应对光合作用和非结构性碳水化合物水平的影响,使甜樱桃树种成为检验坐果效应的良好系统。

1 甜樱桃内部因素对光合作用的响应

1.1 品种、砧木与光合作用的关系

在露地栽培条件下呈现 P_n 日变化“单峰型”曲线的品种有萨米脱、布鲁克斯、黑珍珠、拉宾斯^[7];在温室栽培条件下“单峰型”曲线的品种有红灯^[8]。避雨棚条件下叶片 P_n 的日变化表现为“单峰型”曲线的樱桃品种多,如红玛瑙^[9]、黑珍珠^[7]等。气孔是植物光合作用时气体交换的通道,气孔导度(G_s)直接反映气孔传导 CO_2 和水汽的能力,当 P_n 和 G_s 等呈先升高再降低的趋势时,光合日变化呈现出“单峰型”曲线^[7],而产生“单峰型”曲线的原因应根据具体问题具体分析。大多数樱桃品种受气孔限制导致 P_n 发生变化, P_n 日变化规律呈“双峰型”,且存在明显的光合“午休”现象,不同生育期美早甜樱桃的 G_s 和 P_n 保持在同一水平上,在 P_n 和 G_s 下降时,胞间二氧化碳浓度(C_i)保持较低水平,导致气孔关闭,出现光合

“午休”现象^[10],另一部分则为非气孔限制,如雷吉娜和奇兰,在接近“午休”时, C_i 并没有下降反倒升高,叶片 CO_2 的供应没有减少,表明“午休”的形成不是由 G_s 降低造成的^[11],还存在同化物积累引起的反馈抑制、酶失活及光化学活性的可逆降低等诸多因素。

马哈利(P1)、大青叶、本溪山樱、吉塞拉5号(Gisela 5)及考特5种樱桃砧木中,以P1对低浓度 CO_2 及高光照度利用能力强,光合能力最大;考特对弱光利用能力显著高于P1和Gisela 5,但光合能力最弱;5种砧木新梢中下部、中部、中上部叶片光合产物占总光合产物的比率明显高于基部和顶部所占比率,中下部及中部叶片较大且发育良好^[12]。生长期的Gisela和Weiroot砧木对Stella樱桃叶片气体交换量均高于P1砧木,其 P_n 比P1砧木高12%~55%;蒸腾速率(T_r)提高12%~75%,Gisela和Weiroot砧木的 G_s 与P1砧木相同或更高,这可能有助于提高 P_n ;成花期的Gisela和Weiroot砧木对Stella樱桃叶片的气体交换也高于P1砧木,Gisela 5、Gisela 195/20号和Weiroot 3号在成花期和生长期 P_n 均下降,所有砧木上Stella叶片的 T_r 均升高,Gisela 5的 T_r 较低,成花阶段Gisela 5上Stella甜樱桃的生理状态明显比在其他砧木上差^[13]。嫁接在Edabriz和Gisela 5上的樱桃叶片总叶绿素和总类胡萝卜素含量均高于乔化砧木^[14]。

1.2 节位、冠层与光合作用的关系

果树节位及冠层的不同,导致树体接收光能也不相同。甜樱桃新梢节位叶片 P_n 呈单峰变化,中部5~7节叶片 P_n 值最高,梢部叶片 P_n 值最低,树不同方位叶片 P_n 值从大到小依次为南面、东面、西面、北面,树南面叶片 P_n 值最高,与其他方位 P_n 值差异显著^[15]。新梢叶片的 P_n 高于短枝叶片。新梢和短枝叶片中的 ^{13}C 光合产物都倾向于大量地向 ^{13}C 营养叶片的果实转移。不管果实的位置如何,当所有叶片都落叶时(除 ^{13}C 喂养的叶片外), ^{13}C 光合产物几乎均匀地转移到每个果实中^[6]。甜樱桃树冠上层叶片的 $P_{n\max}$ 、 R_d 、 L_{sp} 和 L_{cp} 均极显著高于下层,光合同化及代谢能力强;生理辐射强、短波光多,有利于甜樱桃果实可溶性固形物、维生素C及糖的积累,但不利于有机酸的积累。随着冠层郁闭度增加,光合有效辐射逐渐减弱,空气 CO_2 浓度、温度和相对湿度等也发生变化,不同冠层叶片的光合特性也发生明显变化^[16]。外部光照环境还可能通过改变植株的冠层结

构进而影响到枝条寿命^[17]。夏剪通过改变冠层内的辐射条件来影响樱桃树体内的糖分布,未夏剪树冠内部花芽的果糖和山梨醇含量最低,叶片中的葡萄糖、果糖、山梨醇、总糖含量最低,果实颜色浅且果轻^[18]。因此,甜樱桃整形修剪时需要注意树冠不宜太大,枝条不易过密,否则不利于光合积累和果实品质的提升。

1.3 叶绿素与光合作用的关系

叶绿素(Chl)和叶绿体内核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的含量分别是叶片光收获和卡尔文循环能力的指标。色素包括Chl和类胡萝卜素(Cx)两部分,叶绿素a(Chl a)和叶绿素b(Chl b)主要吸收蓝紫光 and 红光,胡萝卜素和叶黄素主要吸收蓝紫光^[19]。光合作用的光反应阶段发生在类囊体的薄膜上,暗反应阶段则发生在叶绿体的基质中,Chl含量多,能量转换效率高,光合能力强, T_r 、 G_s 、 C_i 、叶面积、叶片厚度、栅栏组织厚度等指标与光合能力表现出一定的正相关关系,结果树上有果的短枝叶片的Chl浓度也高于无果的短枝叶片^[6]。Chl含量的增加与树冠遮阴有关,遮阴叶片的叶绿体变大,具有更强的光收集能力;树冠内层叶片平均Chl含量高于外部和上部叶片,外部叶片和上部叶片的叶绿素含量无显著差异,露地8月份Chl含量的平均值高于7月份^[18]。温室西部和中部甜樱桃叶片Chl含量显著高于温室东部;树体西向和北向Chl含量显著低于树体南向和东向^[20]。不同樱桃品种光合能力的影响因子不同,Summit品种的叶面积、叶片厚度最大,尽管Chl含量最低,但其C_x含量和Chl a/Chl b比值最大,Chl a/Chl b比值排序从高到低为Summit>Van>Burlat,品种、砧木和品种-砧木组合对总Chl含量/总C_x含量没有影响^[14],较高的Chl a/Chl b值利于提高植物的光合能力并增强其适应性。

1.4 果树库源关系与光合作用

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)羧化酶所需的CO₂可抑制P_n的产生,参与CO₂转运的碳酸酐酶和水孔蛋白的丰度和活性决定了叶肉CO₂电导率(G_m)的变化, G_s 通过影响叶片内空气空间中的CO₂浓度来影响 G_m ^[21],1,5-二磷酸核酮糖RUBP(RuBP)酶的活性对光合作用有直接影响。Sylvia和Kordia品种环剥后光合效率下降,显著提高了Sylvia的坐果率和幼果保留率,但对Kordia没有影响,环割树叶片可溶性糖浓度高于非环割的叶片,而

A低于非环割树,A降低表明光合作用受库反馈调控;环割处理抑制了Rubisco的最大碳同化速率(V_{cmax})、RuBP羧化能力和磷酸三糖利用率(TPU),表明光合能力因环剥处理而受损。Kordia环割带上方的叶片碳水化合物含量增加,表明果实光同化物的低库需求可能是Kordia果实保留率低的原因,碳水化合物含量低可能是Sylvia果实生长的限制因素,因为环剥可以增加叶片碳水化合物含量、提高坐果率、保果率以及叶片可溶性固形物含量^[22]。Rubisco蛋白水平在甜樱桃内休眠解除后、生态休眠期间直至绿梢期阶段呈升高趋势,表明在这些发育阶段碳同化能力增强,导致甜樱桃芽鲜质量和干质量逐步增加^[21]。果实发育过程中不同叶片种群固定的碳分配到生殖库和营养库的量不同,例如嫁接在Gisela 6上的7年生Ulster品种,结果枝叶片对果实的¹³C(60%~80%)贡献高于非结果枝(30%~70%)和延伸枝(17%~60%),结果枝果实中回收的¹³C比例最高,其次是非结果枝叶,然后是延伸枝叶,每种叶群源到每个库的碳素相对分布各不相同^[23]。在5年生Regina/Gisela 6甜樱桃树秋季碳分配和春季储量的再利用研究中发现,根、树干、树枝和芽中的旧组织中¹³C含量最高,叶片脱落导致的¹³C损失仅是秋季固定¹³C的14%,春季萌芽时¹³C储备被重新调动,并从初花前(侧绿期)到开花后14 d(14 DAFB)分配到花、果实和幼叶,在开花和坐果期间检测到生长库中最高的¹³C水平,生殖器官具有最强的库活性;在14 DAFB时,所有器官中的¹³C含量下降,在21~35 DAFB时,所有器官的¹³C含量相对恒定,各器官对¹³C依赖性下降,最后¹³C储存含量逐渐耗尽,这说明与短果枝叶库活性竞争相关^[24]。田间甜樱桃P_n主要受个体发育和环境的影响,而不是受库强度的影响^[5],当非结果树替代营养库反映P_n是否受到抑制时,非结果树叶片中山梨糖醇作为主要的可溶性碳水化合物,它的含量未高到足以抑制P_n,且不会影响果实生长发育。随着叶片面积的增大,到果实转色期叶片利用弱光的能力较强,成熟期叶片利用的光范围较宽,此时果实中葡萄糖、果糖和山梨醇含量也迅速增加^[10]。

2 甜樱桃外部因素对光合作用的响应

2.1 树形和栽植密度与光合作用的关系

通过对艳阳/CDR-1在超细长纺锤形、细长纺锤

形和V字形3种不同树形的甜樱桃光合特性的比较,发现超细长纺锤形的光合效率和产量高于其他2种树形,V字形相对超细长纺锤形树形的光合效率稍低,但其早果性最好^[25]。Khalmirzaev等^[26]的研究表明,酸樱桃和甜樱桃品种的最佳冠系是树墙树形,这种树冠形成可以使树冠体积平均减少25%,与常用的自由纺锤形和分层形树冠相比,叶片光合作用的净生产力达到 $34.73 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,随着树冠的生长,叶片中的Chl含量增加到 $13.42 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,与树冠中心叶片相比,树冠边缘叶片的单位叶表面积干物质含量(LSA)较高,净光合生产力(NPP)增强,与树体外围区域较高的光截获(LI)水平有关。此外,树体栽植密度影响甜樱桃树体间透光与接收光的能力,Bondarenko^[27]建议Melitopolska chorna品种选用Krymsk 5和Gisela 5砧木时采用 $5 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 的栽植密度;Krupnoplidna品种选用Gisela 5和Krymsk 5作砧木时, $5 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ 和 $5 \text{ m} \times 4 \text{ m}$ 的株行距为最佳接穗砧木密度组合,光合效率和产量较高。在 $4.0 \text{ m} \times 4.5 \text{ m}$ 栽植密度下,拉宾斯品种光合能力、产量和果实品质表现最优, $4 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 次之, $3.5 \text{ m} \times 4.0 \text{ m}$ 最差^[28]。

2.2 避雨栽培与光合作用的关系

与露地植株相比,避雨栽培条件下不同生育期叶片 P_{max} 更高,14:00之后表现更为明显,两年生避雨棚和一年生避雨棚 P_{max} 最大值分别为 $15.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $15.89 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。通过对光合日变化曲线面积进行区分,发现避雨条件下的叶片每日光合产物总量相对值(diurnal integral values, DIV)显著大于棚外栽培植株叶片的积累值($p < 0.05$),因此,避雨条件下的遮光叶片每日总光合累积量显著增加,单位质量叶片的Chl a、Chl b及Cx含量增加,叶片的表观量子效率(AQY)增大, L_{cp} 降低,羧化效率(CE)增大, CO_2 补偿点(CCP)降低,樱桃的坐果率和产量提高^[9]。转录组测序发现玛瑙红叶片中 CO_2 固定相关基因、Chl和Cx生物合成相关基因表达上调,表明避雨覆膜条件下叶片通过改变光合日变化特性,增强叶片对弱光及 CO_2 的利用能力,增加了光合产物的合成及积累,避雨栽培并没有破坏光系统II反应中心,而是增加了叶面积和提升Chl含量、 C_i 和瞬时光能利用效率,降低了叶片光补偿点和CCP,提高了弱光利用能力^[29]。避雨棚果实总可溶性固形物(TSS)、可溶性糖(SSs)、抗坏血酸(AsA)和花青素含量也有不同程度的增加,但可滴

定酸(TA)含量降低,避雨棚栽培可以显著促进总光合积累和提高果实产量^[30]。

2.3 地表覆盖与光合作用的关系

覆草栽培是地表覆盖的方式之一。覆草栽培与裸土对照交互排列,小区面积 333.5 m^2 ,3次重复。覆草处理为每年 $15 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。覆草前,首先在行间和株间做畦,然后将草覆于树盘上,覆草面积大于树冠投影面积,在根茎交界处空出 20 cm^2 通气孔。覆草后,上面压少量土,防止覆草被风吹走。对照于每年秋季施圈肥 $22.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,之后每年连续覆草,不翻入土壤。通过覆草栽培可以明显促进甜樱桃品种红灯萌芽抽枝,新梢生长期提前,覆草栽培樱桃的新梢长度、粗度、百叶质量和叶面积显著高于对照,显著增加樱桃叶片的Chl含量,并提高叶片的光合效率^[31]。6年生美早和先锋甜樱桃树行间铺设透湿性反光膜,离地90 cm和130 cm处,13:00反射光光照度分别为对照的5.0倍和3.1倍,显著改善了树冠中下部光照环境,果实花青苷、TSS含量显著高于对照,果实着色显著优于对照,表现为果实亮度、色度值更小,但透湿性反光膜对TA含量、Vc含量、pH值和单果质量的影响不显著^[32]。研究甜樱桃园和梨园地面覆膜反射的PPFD、 P_n 结果表明,覆膜地块的叶片较厚,Chl含量较低, P_n 平均增量樱桃为 $2.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,梨为 $3.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,长期覆膜改善樱桃果实的着色,但覆膜和未覆膜生产的樱桃果实或梨果实大小没有差异^[33]。

2.4 盐胁迫与光合作用的关系

盐分胁迫发生时光合作用、蛋白质合成、酶活性以及脂质和激素代谢都会受到影响。经NaCl处理后,植物叶片和茎中的Na浓度远低于根中的浓度,Ca、Mg、P、K、Na、Fe、Zn、Mn浓度在高盐度条件下没有变化,除K外,叶和根中的浓度分别显著升高和降低^[34]。盐度进一步降低了根和茎的K/Na比以及叶片的水分含量和渗透势,而对照和NaCl处理表现相似。所有砧木在盐胁迫条件下均能存活,有轻微的叶片灼伤,除膜透性外,所有砧木的植物生长和生理参数均下降^[35]。盐胁迫影响了吉塞拉砧木的光合色素含量、光合参数和叶绿素荧光参数,随着NaCl处理浓度的增加和处理时间的延长, P_n 、 G_s 、 T_r 、表观电子传递速率(ETR)显著下降^[36]。盐胁迫对吉塞拉砧木的效应既有处理间差异,又有品种间差异。重度盐胁迫导致甜樱桃光合系统受损,光合作用受到

抑制。樱桃幼苗叶片 P_n 随营养液中 NaCl 浓度的增加而降低,表明 NaCl 胁迫能降低樱桃幼苗叶片的光合能力;不同盐浓度处理的 G_s 均低于对照; T_r 随 NaCl 浓度的增加而降低; C_i 浓度随盐胁迫浓度的增加呈现先升高后降低的趋势,NaCl 胁迫使樱桃幼苗叶片发生了光抑制,适量盐浓度使得樱桃幼苗正常生长,超出所需范围则会抑制设施樱桃幼苗正常的生理活动^[37]。

3 甜樱桃环境因素对光合作用的响应

3.1 温度

低温有利于植物体内糖类、淀粉类以及植物体内特有的某些物质的积累^[38]。一般果树在 10~35 °C 下正常进行光合作用,以 25~30 °C 为最适温度,35 °C 以上时光合速率开始下降,40~50 °C 即完全停止。 G_s 与叶片的 P_n 有密切关系,非气孔限制时,35~45 °C 时光合速率开始下降;气孔关闭时,30~35 °C 时光合速率开始下降^[39]。大樱桃红玛瑙光合作用的最适温度为 27.75 °C^[40],其温度补偿点为 14.68 °C,饱和点为 40.81 °C,为人工调控的温度管理提供可靠的理论依据。温室甜樱桃早大果光合作用的最适气温为 25 °C, P_n 随着叶温 (T_l) 的升高而升高,当 T_l 为 7~20 °C 时, P_n 随 T_l 的升高几乎呈直线上升趋势;当 T_l 超过 29 °C 后,叶片 P_n 开始呈下降趋势,当 T_l 超过 35 °C 时, P_n 降幅十分明显^[41]。Vosnjak 等^[42] 评估低温胁迫对叶片生理、恢复时间和品种间响应差异的影响,发现在第一次、第二次和第三次低温胁迫之后, P_n 、 G_s 和 T_r 较低,两次低温诱导后 P_n 、 G_s 较低,品种之间没有发现差异,较低的温度和连续几个晚上冷藏时对低温胁迫的影响更加明显。

3.2 光照

光照增强引起温度升高、蒸腾作用增强,叶片细胞失水过多,细胞渗透压升高,引起气孔关闭,导致细胞吸收 CO_2 减少,降低光合作用的暗反应强度, P_n 降低。强光胁迫下, G_s 的降低是叶片光合速率降低的主要原因,遮阴处理叶片的 L_{sp} 和 L_{cp} 均下降,初始荧光 (F_0) 呈下降趋势^[43]。低光照度可降低蒸腾效率,细胞渗透压降低,气孔开放,吸收更多的 CO_2 使光合作用的暗反应增强, P_n 升高。与 LED 红、蓝单色光相比,适宜的红蓝光比例能有效促进植物的叶片发育,提高光合能力,冀鹰椒 6 号朝天椒幼苗在 LED 灯 2 种光质 (红光:蓝光=3:1、红

光:蓝光=5:1) 和 2 种光照度 (100、150 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 下以光照度 100 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ + 光质配比为红光:蓝光=5:1 时为最佳,辣椒幼苗的株高、茎粗、叶面积均达最大,辣椒幼苗的 P_n 、 G_s 和 T_r 均大于其他处理^[44]。红蓝光 P_n 的升高 (25%~60%) 与单位叶面积的叶质量、叶面积、叶密度、气孔数、叶绿体和叶肉细胞发育,以及 Chl 含量的增加有关^[19]。遮阴环境下植物通过增加单位叶面积色素密度和 Chl 含量,保护细胞膜、叶片水分状态和光合色素^[45],有利于提高植株的捕光能力,吸收更多的光,提高光能利用率,是对弱光环境的一种适应。Kenji 等^[46] 的研究表明遮光略微增加了每日叶片 P_n ,延迟叶片脱落,碳水化合物浓度高于无遮阴条件,可保护细胞膜、叶片水分状态和光合色素,并导致盐分条件下气体交换量的增加^[45]。长期暴露于夏季自然光照下的甜樱桃叶片 P_n 呈总体下降趋势,遮阴处理能缓解降低的趋势。

3.3 水分

在干旱胁迫下,本溪山樱、莱阳矮、考特、大青叶 4 种砧木樱桃叶片的 P_n 和 G_s 出现缓慢下降的趋势^[47],随干旱胁迫程度的增加, P_n 升高, T_r 下降, G_s 下降,光合速率受气孔限制的影响而降低^[48];干旱可以影响韧皮部内蔗糖的装载和运输以及淀粉储备的水解,叶片水溶性化合物 ^{13}C 比韧皮部分泌物的 ^{13}C 更有效。干旱期间,随着光合速率的降低、汁液中非结构性碳水化合物的含量增加,以促进渗透调节,汁液中增加的糖可能来自储存的碳水化合物,其同位素特征主要取决于 CO_2 最初被同化时的环境条件, CO_2 的光合吸收和同化不需要较重的 ^{13}C 同位素时,非结构性碳水化合物和结构性组织会富含较轻的 ^{13}C 同位素,干旱期间,随着气孔关闭,对 ^{13}C 吸收的辨别力下降,叶片的 ^{13}C 富含较重的同位素,从而导致叶柄中 ^{13}C 糖的富集,导致叶肉层 CO_2 叶肉导度 (G_m) 显著降低,可能与光合 CO_2 同化减少和 G_s 降低有关, G_m 是受干旱影响樱桃树 P_n 的关键制约因素,而叶肉层的生化和物理性质的调控可能会提高樱桃树的生产力和耐旱性^[49]。

淹水条件抑制根系生长、吸收和运输等活动,使地上部分生长受到抑制,严重时会导致果实脱落。Pérez-Jiménez 等^[50] 的研究表明涝渍大大降低了光合作用的速率,显著危及植物的生存,增加了植物的脂质过氧化产物、Cl⁻ 和 SO_4^{2-} 的浓度,然而, CO_2 能够克

服光合作用的减弱,促进生长,增加可溶性糖和淀粉含量,提高膨压并调节 Cl^- 和 SO_4^{2-} 浓度,同时降低砧木叶片中的 NO_3^- 浓度,淹水植物在控制 CO_2 浓度下比在高浓度 CO_2 下胁迫更强烈。生利霞等^[51]和Kooi等^[52]的研究发现低氧胁迫下由于电子传递的最终受体氧缺乏,导致樱桃根系呼吸速率降低,提供的能量减少,从而降低了根系的吸收能力,樱桃植株在遇到低氧胁迫时自身会产生应激反应来抵抗逆境伤害,但随着胁迫时间的延长,胁迫加剧,植株自身的防御体系被打破,根系活力降低。由于降雨不均、果园排水不良等,樱桃根际经常遭受低氧胁迫,叶片光合能力降低,造成严重的经济损失。

3.4 CO_2

短期内 CO_2 浓度的升高会提高植物的 L_{sp} 和 P_n ,使生物产量增加^[53],同时可以减轻非生物胁迫条件对植物的不利影响^[54]。 CO_2 升高上调了光合作用和蔗糖代谢必需酶的活性,降低了 G_s 和 T_r ,以更好的水分状况提高了叶片的水分利用效率^[55]。升高的 CO_2 浓度还可显著减轻干旱和高温条件的负面影响,例如光合作用抑制,生物量减少,叶绿素荧光偏斜和蛋白质氧化^[54]。同样, CO_2 浓度升高可通过改善酶促和非酶促的抗氧化剂防御系统来缓解各种非生物胁迫(包括干旱、高温、盐度和臭氧)对氧化应激的损害。 CO_2 浓度升高可能还通过降低 G_s 、渗透速率、气孔密度,提高水分利用效率、光合色素含量、根/茎生物量比率和土壤水分利用率,进而提高植物多样性和生产力^[55]。在 CO_2 低浓度($400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和高浓度($800\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)气候室中,3个砧木的甜樱桃Burlat经过水淹处理7 d后排水恢复7 d,发现涝渍降低了叶片光合作用速率,其 P_n 、 T_r 和 G_s 下降。植株中脯氨酸水平在低 CO_2 浓度比高 CO_2 浓度水涝胁迫更高,在对照 CO_2 浓度条件下,Mariana 2624比Adara更耐涝,两者都比LC52更耐涝;高 CO_2 浓度明显增加了樱桃树体缺氧条件下的存活机会^[50]。

4 展 望

关于甜樱桃光合作用的研究主要围绕甜樱桃光合基本特性展开,内在影响机制也尚未完全阐明。因此,笔者提出以下几点建议:

第一,进一步明确甜樱桃品种和砧木品种间光合基本属性,探明甜樱桃光合作用的遗传规律和机

制。

第二,探索影响甜樱桃光合作用的内部单一因素和不同外部因素相结合对甜樱桃光合生理及作用机制方面的研究。

第三,深入探究多重胁迫、循环胁迫等逆境胁迫(如低温、高温、臭氧、高二氧化碳、干旱、水分、盐等)对甜樱桃光合速率及相关生理反应特点的影响。

第四,从光合酶体系、光合电子传递体系、光合去磷酸化机制等多种角度研究甜樱桃光合作用生理机制,同时研究叶绿体细胞水平上末端产物种类和浓度、不同环境条件等对甜樱桃光合作用过程中放出 O_2 和PS II电子传递活性,以探讨果树库源关系的调控机制。

第五,探索提高单位面积群体光合能力的方法,研究甜樱桃光合产物的转化机制,是提高其经济系数的新途径,并与田间的实际生态条件相结合,加强主栽品种以单株和单位面积群体作为对象的光合研究,为生产上调整栽培密度^[56]、优化群体结构、提高单位面积群体的光合利用率和实现高产优质提供理论基础,从而选育高光效品种,提高甜樱桃经济产量。

第六,关于甜樱桃的碳素同化物分配特点、糖由叶片向果实的运转机制、核糖形态转化的细节还有待于深入研究。同时,对甜樱桃营养器官中碳素同化物的形态与转化,碳素同化物的分配习性,不同节位叶片碳素同化物分配特点,碳素同化物的周年分配特点,果树碳素营养的贮藏特性,果树碳素营养的再利用等开展研究,稳定碳平衡关系。

第七,氮素含量充足与否直接关系到器官分化、形成及树体结构的形成,研究氮素或其他树体所需养分肥料在甜樱桃生理上的作用。氮素对甜樱桃树体生长有调节作用,不仅能提高叶片的光合速率,还能增加光合叶面积,提高叶功能,延缓叶衰老,增加光合产物,促进光合产物及时运出,调节生长速度,提高坐果率,提高经济效益。

第八,通过基因及蛋白质工程等研究甜樱桃光合作用机制,明确甜樱桃叶片光合作用器官的结构、光合膜蛋白的分子结构及其与功能的关系,为高效促进太阳能转化为生物能以及提高甜樱桃果实品质和产量提供可能;未来光合作用的研究将通过新一代转基因技术与分子机制设计相结合的方法,培育高光效甜樱桃品种,提高经济产量。

参考文献 References:

- [1] ZHANG Q J, ZHAO Y, YU K H, GU D J. A model system for off season cherry production in Northern China[J]. *Acta Horticulturae*, 2016, 1130: 179-184.
- [2] FLORE J A, LAYNE D R. Photoassimilate production and distribution in cherry[J]. *HortScience*, 1999, 34(6): 1015-1019.
- [3] FU Y M, LI H Y, YU J, LIU H, CAO Z Y, MANUKOVSKY N S, LIU H. Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on growth, photosynthetic characteristics and quality of lettuce (*Lactuca sativa* L. var. youmaicai)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 214: 51-57.
- [4] LANG G A. Underlying principles of high density sweet cherry production[J]. *Acta Horticulturae*, 2005, 667: 325-336.
- [5] ROBERT R, KELLER J D, LOESCHER W H, ROM C R. Photosynthesis and carbohydrate partitioning in sweet cherry: Fruiting effects[J]. *Physiologia Plantarum*, 1988, 72(1): 42-47.
- [6] KONDO S, HAYATA Y, TAMAKI M. Effects of environmental conditions and canopy composition on photosynthesis and photosynthate translocation in fruiting sweet cherry trees[J]. *Environment Control in Biology*, 2001, 39(1): 59-65.
- [7] 吴亚维, 冯建文, 宋莎, 赵凯, 韩秀梅, 罗昌国, 郑伟. 贵州中部避雨栽培对4个甜樱桃品种光合特性的影响[J]. *中国南方果树*, 2019, 48(3): 112-117.
WU Yawei, FENG Jianwen, SONG Sha, ZHAO Kai, HAN Xiumei, LUO Changguo, ZHENG Wei. Effects of sheltering cultivation in central Guizhou on photosynthetic characteristics of four sweet cherry varieties[J]. *South China Fruits*, 2019, 48(3): 112-117.
- [8] 王顺才, 呼丽萍. 温室栽培欧洲甜樱桃‘红灯’和‘美早’光合特性研究[J]. *果树学报*, 2014, 31(S1): 84-89.
WANG Shuncai, HU Liping. Study on photosynthetic characteristics of European sweet cherry ‘Hongdeng’ and ‘Tieton’ cultivated in greenhouse[J]. *Journal of Fruit Science*, 2014, 31(S1): 84-89.
- [9] 田田. 避雨栽培对樱桃光合特性、果实发育及相关基因表达的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
TIAN Tian. Effects of rain shelter cultivation on photosynthetic characteristics, fruit development and related gene expression of cherry[D]. Guiyang: Guizhou University, 2020.
- [10] 艾佳音, 周朝辉, 高闯, 张琪静. 美早甜樱桃不同生育期光合特性及果实品质[J]. *甘肃农业大学学报*, 2022, 57(4): 96-104.
AI Jiayin, ZHOU Chaohui, GAO Chuang, ZHANG Qijing. Photosynthetic characteristics and fruit quality of Tieton sweet cherry in different growth stages[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2022, 57(4): 96-104.
- [11] 付莹, 卜现勇, 张明清, 张连忠. 不同砧木对‘红灯’甜樱桃光合速率日变化的影响[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2009, 40(1): 17-20.
FU Ying, BU Xianyong, ZHANG Mingqing, ZHANG Lianzhong. Effects of different rootstocks on the diurnal variation of the photosynthetic rate of ‘Hongdeng’ sweet cherry[J]. *Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2009, 40(1): 17-20.
- [12] 秦嗣军, 吕德国, 杜国栋, 刘国成. 5种樱桃砧木光合特性的初步研究[J]. *园艺学报*, 2006, 33(4): 813-816.
QIN Sijun, LÜ Deguo, DU Guodong, LIU Guocheng. The preliminary study on photosynthetic characteristics of five cherry rootstocks[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(4): 813-816.
- [13] LICHEV V, BEROVA M. Effects of rootstock on photosynthetic activity and productivity in the sweet cherry cultivar Stella[J]. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 2004, 12: 287-293.
- [14] GONÇALVES B, MOUTINHO-PEREIRA J, SANTOS A, SILVA AP, BACELAR E, CORREIA C, ROSA E. Scion-rootstock interaction affects the physiology and fruit quality of sweet cherry[J]. *Tree Physiology*, 2006, 26(1): 93-104.
- [15] 杨江山, 常永义, 种培芳. 樱桃不同节位叶片光合特性与解剖特征比较研究[J]. *果树学报*, 2005, 22(4): 323-326.
YANG Jiangshan, CHANG Yongyi, CHONG Peifang. Studies on the photosynthetic characteristics of leaves at different node positions and their comparative anatomy of sweet cherry[J]. *Journal of Fruit Science*, 2005, 22(4): 323-326.
- [16] 龚荣高, 杨伟, 梁国鲁, 张光伦. 甜樱桃植株不同冠层部位光合特性及果实品质的研究[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(3): 581-586.
GONG Ronggao, YANG Wei, LIANG Guolu, ZHANG Guanglun. Photosynthetic properties and fruit quality in different parts of sweet cherry canopy[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(3): 581-586.
- [17] 占峰, 杨冬梅. 光照条件、植株冠层结构和枝条寿命的关系: 以桂花和水杉为例[J]. *生态学报*, 2012, 32(3): 984-992.
ZHAN Feng, YANG Dongmei. Relationships among light conditions, crown structure and branch longevity: A cases study in *Osmanthus fragrans* and *Metasequoia glyptostroboides*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(3): 984-992.
- [18] VOSNJAK M, MRZLIC D, USENIK V. Summer pruning of sweet cherry: A way to control sugar content in different organs[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2022, 102(3): 1216-1224.
- [19] LIU X Y, JIAO X L, CHANG T T, GUO S R, XU Z G. Photosynthesis and leaf development of cherry tomato seedlings under different LED-based blue and red photon flux ratios[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1212-1217.
- [20] 田永强, 聂国伟, 李凯, 张晓萍, 戴丽蓉. 日光温室甜樱桃叶片叶绿素含量影响因子初探[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(2): 64-67.
TIAN Yongqiang, NIE Guowei, LI Kai, ZHANG Xiaoping, DAI Lirong. Affecting factors of chlorophyll content of sweet cherry leaves in solar greenhouse[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*

- letin, 2020, 36(2): 64-67.
- [21] GÖTZ K P, CHMIELEWSKI F M, GÖDEKE K, WOLF K, JANDER E, SIEVERS S, HOMANN T, HUSCHEK G, RAWEL H M. Assessment of amino acids during winter rest and ontogenetic development in sweet cherry buds (*Prunus avium* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 222: 102-110.
- [22] QUENTIN A G, CLOSE D C, HENNEN L M H P, PINKARD E A. Down-regulation of photosynthesis following girdling, but contrasting effects on fruit set and retention, in two sweet cherry cultivars[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 73: 359-367.
- [23] AYALA M, LANG G. Current season photoassimilate distribution in sweet cherry[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2018, 143(2): 110-117.
- [24] AYALA M, LANG G A. ¹³C photoassimilate partitioning in sweet cherry (*Prunus avium*) during early spring[J]. Ciencia e investigación agraria, 2015, 42(2): 191-203.
- [25] 李斌斌. 不同栽培模式对樱桃生长发育及光合特性的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- LI Binbin. Effects of different cultivation patterns on growth and photosynthetic characteristics of cherry[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2018.
- [26] KHALMIRZAEV D, YENILEYEV N, ISLAMOV S, ABDIKAYUMOV Z. Photosynthetic productivity of leaves of sour cherry and sweet cherry in connection with crown forms[J]. Bulletin of Science and Practice, 2020, 6(12): 36-45.
- [27] BONDARENKO P. Physiological basics of sweet cherry productivity depending on rootstocks, interstems and plant density[J]. Open Agriculture, 2019, 4(1): 267-274.
- [28] 黄素平, 马晓丽, 赵冬琦, 吕秀兰. 栽植密度对甜樱桃光合特性、产量和果实品质的影响[J]. 中国南方果树, 2017, 46(3): 148-151.
- HUANG Suping, MA Xiaoli, ZHAO Dongqi, LÜ Xiulan. Effects of planting density on photosynthetic characteristics, yield and fruit quality of sweet cherry[J]. South China Fruits, 2017, 46(3): 148-151.
- [29] ZHANG H M, HOU Q D, TU K, QIAO G, LI Q, WEN X P. The effects of rain-shelter cultivation on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of sweet cherry (*Prunus avium* L.)[J]. Erwerbs-Obstbau, 2021, 63(4): 359-368.
- [30] TIAN T, QIAO G, DENG B, WEN Z, HONG Y, WEN X P. The effects of rain shelter coverings on the vegetative growth and fruit characteristics of Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* Lindl.)[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 254: 228-235.
- [31] 王齐瑞, 谭晓风, 张琳. 覆草栽培对甜樱桃生长及光合速率的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2006, 23(1): 24-28.
- WANG Qirui, TAN Xiaofeng, ZHANG Lin. Effects of straw mulch cultivation on growth and photosynthesis of *Cerasus avium*[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2006, 23(1): 24-28.
- [32] 张卓, 王磊, 高洁, 陈秋菊, 王世平, 张才喜. 透湿性反光膜覆盖对设施甜樱桃树冠光照及果实品质的影响初报[J]. 中国果树, 2019(3): 54-56.
- ZHANG Zhuo, WANG Lei, GAO Jie, CHEN Qiuju, WANG Shiping, ZHANG Caixi. Preliminary report on the effect of moisture-permeable reflective film mulching on the canopy illumination and fruit quality of sweet cherry in facility[J]. China Fruits, 2019(3): 54-56.
- [33] YAMAMOTO T, MIYAMOTO K. Effects of reflective sheet mulching on net photosynthesis, leaf character and fruit quality of cherry and pear[J]. Environmental Control in Biology, 2005, 43(2): 71-82.
- [34] PAPADAKIS I E, VENETI G, CHATZISSAVVIDIS C. Physiological and growth responses of sour cherry (*Prunus cerasus* L.) plants under short-term salt stress[J]. Acta Botanica Croatica, 2018, 77(2): 197-202.
- [35] ARAS S, ESITKEN A, KARAKURT Y. Morphological and physiological responses and some WRKY genes expression in cherry rootstocks under salt stress[J]. Spanish Journal of Agricultural Research, 2020, 17(4): e0806.
- [36] 孟艳玲, 刘庆忠, 魏海蓉, 王甲威. 盐胁迫对甜樱桃‘吉塞拉’砧木光合指标的影响[J]. 北方园艺, 2011(15): 1-5.
- MENG Yanling, LIU Qingzhong, WEI Hairong, WANG Jiawei. Characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in ‘Gisela’ rootstocks under salt stress[J]. Northern Horticulture, 2011(15): 1-5.
- [37] 束靖, 刘素慧, 张爱花, 王金全, 连昕宇. NaCl 胁迫对设施樱桃幼苗光合特性、叶绿素荧光及渗透调节物质的影响[J]. 山西农业科学, 2021, 49(7): 834-838.
- SHU Jing, LIU Suhui, ZHANG Aihua, WANG Jinquan, LIAN Xinyu. Effects of NaCl stress on photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence and osmotic adjustment substances of cherry seedlings in greenhouse[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2021, 49(7): 834-838.
- [38] HÖGLIND M, HANSLIN H M, MORTENSEN L M. Photosynthesis of *Lolium perenne* L. at low temperatures under low irradiances[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 70(2/3): 297-304.
- [39] ZHANG S R, LI Q K, MA K P, CHEN L Z. Temperature-Dependent gas exchange and stomatal/non-stomatal limitation to CO₂ assimilation of *Quercus liaotungensis* under midday high irradiance[J]. Photosynthetica, 2001, 39(3): 383-388.
- [40] 杨晓华, 戴桂林, 聂国伟, 李静江. 甜樱桃‘红玛瑙’的光合特性研究[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2009, 29(5): 423-426.
- YANG Xiaohua, DAI Guilin, NIE Guowei, LI Jingjiang. Studies on photosynthetic characteristics of sweet cherry ‘Hong Ma nao’[J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2009, 29(5): 423-426.
- [41] 王顺才, 呼丽萍, 王晨冰. 温室甜樱桃‘早大果’光合作用与生理生态因子的关系[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),

- 2014, 42(9): 104-112.
- WANG Shuncai, HU Liping, WANG Chenbing. Relationship between photosynthesis and physio-ecological factors of sweet cherry 'Крупноплодная' in greenhouse[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2014, 42(9): 104-112.
- [42] VOSNJAK M, KASTELEC D, VODNIK D, HUDINA M, USENIK V. The physiological response of the sweet cherry leaf to non-freezing low temperatures[J]. Horticulture Environment and Biotechnology, 2021, 62(2): 199-211.
- [43] 李新国, 许大全, 孟庆伟. 银杏叶片光合作用对强光的响应[J]. 植物生理学报, 1998, 24(4): 354-360.
- LI Xinguo, XU Daquan, MENG Qingwei. Response of photosynthesis to strong light in *Ginkgo biloba* L. leaves[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1998, 24(4): 354-360.
- [44] 张谨薇, 孟清波, 马万成, 杨凯丽, 王兴龙, 穆亚宁, 李青云. LED光源对辣椒幼苗生长和光合特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(6): 60-63.
- ZHANG Jinwei, MENG Qingbo, MA Wancheng, YANG Kaili, WANG Xinglong, MU Yaning, LI Qingyun. Effects of LED light on the growth and photosynthetic characteristics of pepper seedling[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2021, 34(6): 60-63.
- [45] ARAS S, KELES H, BOZKURT E. Shading treatments improved plant growth and physiological responses of sweet cherry plants subjected to salt stress[J]. Alinteri Zirai Bilimler Dergisi, 2021, 36(1): 66-70.
- [46] KENJI B, IKUO K. Effects of artificial shading in summer on photosynthesis, carbohydrate accumulation and fruit set in the following spring in sweet cherry (*Prunus avium*) grown in warm areas[J]. Horticultural Research, 2005, 4(1): 69-73.
- [47] 孙旭科, 余柯达, 傅丽娜, 孟祥丽, 郭卫东, 陈文荣. 干旱胁迫对4种砧木樱桃嫁接苗光合生理的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2012, 38(5): 585-592.
- SUN Xuke, YU Keda, FU Lina, MENG Xiangli, GUO Weidong, CHEN Wenrong. Effects of drought stress on the photosynthetic physiology of four kinds of rootstocks of cherry grafted seedlings[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 2012, 38(5): 585-592.
- [48] WANG J, GUAN J, LV X L. Effects of drought stress on leaf gas exchange parameters in development of sweet cherry fruit[C]// Proceedings of the 2018 7th International Conference on Energy, Environment and Sustainable Development (ICEESD 2018), Amsterdam: Atlantis Press, 2018: 404-407.
- [49] MARINO G, HAWORTH M, SCARTAZZA A, TOGNETTI R, CENTRITTO M. A comparison of the variable J and carbon-isotopic composition of sugars methods to assess mesophyll conductance from the leaf to the canopy scale in drought-stressed cherry[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4): 1222.
- [50] PÉREZ-JIMÉNEZ M, HERNANDEZ-MUNUERA M, PIÑERO M C, LOPEZ-ORTEGA A G, DEL AMOR F M. Are commercial sweet cherry rootstocks adapted to climate change? short-term waterlogging and CO₂ effects on sweet cherry cv. 'Burlat' [J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(5): 908-918.
- [51] 生利霞, 冯立国, 束怀瑞. 低氧胁迫下钙对樱桃砧木根系抗氧化系统及线粒体功能的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3913-3919.
- SHENG Lixia, FENG Ligu, SHU Huairui. Effect of calcium on the functions of antioxidant systems and mitochondria in cherry rootstock roots under hypoxia stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(11): 3913-3919.
- [52] 生利霞, 巴金磊, 冯立国, 王猛, 束怀瑞. 低氧胁迫对樱桃根系呼吸功能及氮代谢的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2012, 33(S1): 23-27.
- SHENG Lixia, BA Jinlei, FENG Ligu, WANG Meng, SHU Huairui. Effects of hypoxia stress on the respiratory function and nitrogen metabolism of cherry roots[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2012, 33(S1): 23-27.
- [53] VAN DER KOOIJ C J, REICH M, LÖW M, DE KOK L J, TAUSZ M. Growth and yield stimulation under elevated CO₂ and drought: A meta-analysis on crops[J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 122: 150-157.
- [54] ABDELGAWAD H, FARFAN- VIGNOLO E R, VOS D D, ASARD H. Elevated CO₂ mitigates drought and temperature-induced oxidative stress differently in grasses and legumes[J]. Plant Science, 2015, 231: 1-10.
- [55] JIANG Y L, XU Z Z, ZHOU G S, LIU T. Elevated CO₂ can modify the response to a water status gradient in a steppe grass: From cell organelles to photosynthetic capacity to plant growth[J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 157.
- [56] 苏丹, 胡明文, 蓬桂华, 朱文超, 廖芳芳, 宋拉拉. 种植密度对辣椒 DU01 光合特性及产量的影响[J]. 中国瓜菜, 2022, 35(2): 67-71.
- SU Dan, HU Mingwen, PENG Guihua, ZHU Wenchao, LIAO Fangfang, SONG Lala. Effects of plant density on photosynthetic characteristics and yield of pepper cultivar DU01[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2022, 35(2): 67-71.