

美洲黑杨无性系苗木对不同光周期处理的生长与生理响应¹

李政宏¹, 丁昌俊¹, 张伟溪¹, 张静¹, 沈乐¹, 张腾倩¹, 丁密¹,

苏晓华¹, 吴钟亲², 方发之²

(1. 中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091; 2. 海南省林业科学研究所 海口 571129)

摘要:【目的】研究不同光周期处理下美洲黑杨无性系苗木生长性状表现, 筛选高效评价美洲黑杨光周期敏感性的性状指标, 明确光周期对不同敏感度美洲黑杨生理状态的影响。【方法】以 26 个美洲黑杨无性系为研究材料, 利用人工气候室设置两种光周期处理(光照 16h/暗期 8h, 光照 8h/暗期 16h), 通过对不同光周期处理下美洲黑杨 12 个生长性状多时间点连续观测分析, 利用隶属函数法和主成分分析, 获取美洲黑杨生长性状光周期敏感性综合评价 D 值。采用回归分析和通径分析, 筛选适合美洲黑杨光周期敏感性评价的直接效应指标, 选择不同光周期敏感度美洲黑杨无性系进行与生长监测同步的生理指标测定分析。【结果】1) 方差分析结果表明, 美洲黑杨 12 个生长性状在不同光周期处理下存在显著差异 ($p < 0.05$), 短日照下美洲黑杨的叶长、叶宽、叶面积和比叶面积均显著大于长日照下的观测值, 而苗高生长净值、地径生长净值、叶片干重、茎段鲜重、根系鲜重、茎段干重、根系干重和节间数观测值均显著小于长日照处理。2) 美洲黑杨光周期敏感性综合评价 D 值分析结果表明, 茎段鲜重、节间数、地径生长净值、苗高生长净值等指标对光周期敏感度综合评价值的直接效应较大 (0.113—0.338), 可以作为评价美洲黑杨光周期敏感性的性状指标, 其中苗高生长净值更适合生产实际应用。3) 12 个性状的光周期敏感度综合比较发现, 相同种源内不同无性系光周期敏感度不同, 26 个美洲黑杨无性系中光周期综合敏感度最高的为 LS8、TN3、WA1, 最低的为 QB7、LS5、TN6, 结合苗高生长表现评选出三个高生长高光周期敏感度无性系 LS9、LS4、TN4, 3 个低生长低敏感度无性系 QB7、QB2、QB4。4) 高生长高敏感度无性系在长日照处理下的 Rubisco 活性、TPI 活性、FBA 活性均随处理时间增加而增强, 总叶绿素含量呈先下降后上升的变化趋势, GS 活性随处理时间增加而逐渐降低, 在短日照处理下其 Rubisco 活性先增强后降低, 总叶绿素含量逐渐降低; 低生长低敏感度无性系的 Rubisco 活性和总叶绿素含量随处理时间增加而逐渐降低, 在短日照处理下, 其 FBA 活性先降低后增强, Rubisco 活性总体随时间增加逐渐降低; 不同美洲黑杨无性系在不同光周期处理下的生理酶活性和总叶绿素含量变化趋势不同。【结论】美洲黑杨生长性状表现受光周期显著影响, 其中苗高生长净值、地径生长净值、茎段鲜重和节间数都表现较强光周期敏感性, 可作为美洲黑杨光周期敏感性评价的性状指标, 结合苗高生长净值划分出高生长高敏感度和低生长低敏感度类型无性系。不同光周期敏感度的美洲黑杨对光周期变化的生理响应有明显差异, 高敏感度无性系的 FBA 活性、GS 活性对长日照更敏感, 不同敏感度美洲黑杨的 Rubisco 活性在长日照下表现相反的变化趋势, 可能导致不同光周期敏感度美洲黑杨的生长差异。筛选出的两类光周期敏感度美洲黑杨可为培育跨气候区广适性美洲黑杨新品种以及美洲黑杨光周期敏感性分子机理研究奠定基础。

关键词: 美洲黑杨; 光周期敏感性; 生长; 生理指标

Growth evaluation and physiological response of *Populus deltoides* under different photoperiods

Abstract: 【Objective】 To study the performance of plant growth traits of *Populus deltoides* clones under different photoperiod treatments, screen the traits that can effectively evaluate photoperiod sensitivity of *Populus deltoides*, and clarify the effect of photoperiod on physiological status of *Populus deltoides* clones with different sensitivity. 【Methods】 With 26 clones of *Populus deltoides* as research materials, the artificial climate room was used to set up two photoperiod treatments (light 16h/dark period 8h, light 8h/dark period 16h). Through continuous observation and analysis of 12 growth traits of *Populus deltoides* at multiple time points under different photoperiod treatments, the subordinate function method and principal component analysis were used to obtain the comprehensive evaluation index D value of photoperiod sensitivity of growth traits of *Populus deltoides*. The direct effect index of photoperiod sensitivity of *Populus deltoides* was selected by regression analysis and path analysis, and the physiological indexes of

¹ 基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2020SZ002); 十四五国家重点研发计划项目(2021YFD2201205)。

* 丁昌俊为通讯作者。

Populus deltoides clones with different photoperiod sensitivity were measured and analyzed simultaneously with the growth monitoring.

【Results】 1) The results of variance analysis showed that there were significant differences in 12 growth traits of *Populus deltoides* under different photoperiod treatments ($p < 0.05$). The leaf length, leaf width, leaf area and specific leaf area of *Populus deltoides* under short photoperiod were significantly greater than those under long photoperiod, while the net growth value of plant height, net ground diameter, dry weight of leaf, fresh weight of stem segment, fresh weight of root system, dry weight of stem segment. The observed values of root dry weight and node number were significantly lower than those of long photoperiod. 2) The analysis results of D value of comprehensive evaluation index for photoperiod sensitivity of *Populus deltoides* showed that four indexes, including fresh weight of stem segment, number of nodes, net growth value of ground diameter and net growth value of plant height, had a greater direct effect on the comprehensive evaluation value of photoperiod sensitivity (0.113-0.338), which could be used as the character index for evaluating photoperiod sensitivity of *Populus deltoides*. Among them, net growth value of plant height was more suitable for practical production. 3) The comprehensive comparison of photoperiod sensitivity of 12 characters showed that different clones in the same source had different photoperiod sensitivity. Among the 26 clones of *Populus deltoides*, LS8, TN3 and WA1 had the highest photoperiod sensitivity, and QB7, LS5 and TN6 had the lowest photoperiod sensitivity. Three clones with high growth and high photoperiod sensitivity, LS9, LS4 and TN4, and three clones with low growth and low sensitivity, QB7, QB2 and QB4, were selected based on the growth performance of plants. 4) The Rubisco activity, TPI activity and FBA activity of clones with high growth and high sensitivity under long photoperiod treatment increased with the increase of treatment time. The total chlorophyll content decreased first and then increased. The GS activity decreased gradually with the increase of treatment time. Under short photoperiod treatment, the Rubisco activity increased first and then decreased, and the total chlorophyll content decreased gradually; Rubisco activity and total chlorophyll content of clones with low growth and low sensitivity decreased gradually with the increase of treatment time. Under the treatment of short photoperiod, their FBA activity first decreased and then increased, and Rubisco activity generally decreased with the increase of treatment time; The changes of physiological enzyme activities and total chlorophyll content of different *Populus deltoides* clones were different under different photoperiod treatments. 【Conclusion】 The growth characters of *Populus deltoides* are significantly affected by photoperiod, among which the net growth value of plant height, net growth value of ground diameter, fresh weight of stem segments are more sensitive to strong photoperiod, which can be used as the character indicators for evaluating photoperiod sensitivity of *Populus deltoides*. Combined with the net growth value of plant height, high growth sensitivity and low growth sensitivity types of clones can be divided. The physiological responses of *Populus deltoides* with different photoperiod sensitivities to photoperiod changes are significantly different. The FBA activity and GS activity of clones with high sensitivity are more sensitive to long photoperiod changes. The Rubisco activity of *Populus deltoides* with different photoperiod sensitivities shows a reverse change trend under long photoperiod, which may lead to the growth differences of *Populus deltoides* with different photoperiod sensitivities. The two types of photoperiod sensitivity of *Populus deltoides* screened out can lay a foundation for breeding new varieties of *Populus deltoides* with wide adaptability across climate regions and for studying the molecular mechanism of photoperiod sensitivity of *Populus deltoides*.

Key words: *Populus deltoides*; Photoperiod sensitivity; Growth; Physiological index

光周期 (photoperiod) 的概念最早由美国学者 Garner 提出的, 是指自然界一昼夜间光和暗时长的交替变化 (李知, 2016), 地球上不同纬度之间昼夜交替 (日照) 长度随季节有规律和准确地变化。生长在地球上不同区域的植物在长期的适应和演化过程中表现出生长发育的周期性变化, 植物对日照长度发生反应的这种现象称为光周期反应现象 (photoperiodism) 或光周期反应 (photoperiodic response)。光周期对林木的高生长、发育、适应性和抗逆性等同样具有重要影响 (Ding J H & Nilsson, 2016)。因此, 揭示树种、种源、家系和无性系之间的光周期反应机制, 对开展林木的光周期适应性育种具有重要意义。

已有研究表明, 光周期可以影响到植物体内多项生理和生化过程, 是决定植物生态适应能力的重要环境因子。在温带和寒带生态系统中, 当植物感受到外界光周期缩短时, 茎顶端的叶原基和分生组织 (SAM) 会被逐渐形成的顶芽所包裹, 停止当年的生长并进入休眠期, 以此应对冬季的恶劣环境 (S. Tylewicz *et*

al., 2018)。不同植物对光周期变化的敏感程度不同。根据对光周期敏感性的高低, 可将植物种质分为光周期敏感型和光周期不敏感型, 寻找和鉴定不同光周期敏感型的种质, 是扩大植物品种的适生范围, 培养适应性广的跨区域种植新品种的基础。为高效评价作物种质对光周期的敏感性, 已有大量关于光周期敏感性评价指标性状筛选的研究报道。贾小平等通过连续两年对不同生态区谷子 (*Setaria italica* (Linn.) B.) 的 9 个农艺性状进行调查, 发现谷子的穗码数、穗长、抽穗期三个性状对光周期较为敏感, 可作为谷子光周期和温度 (简称“光温”) 敏感性评价指标; 他们同时发现无论春谷和夏谷的株高、穗粒重性状的光温反应的敏感性均很弱, 不适合作为谷子光周期敏感性评价指标 (贾小平等, 2018a)。王君杰等通过对糜子 (*Panicum miliaceum* L.) 8 个主要性状的光周期相对敏感度和光周期敏感性综合评价指标 *D* 值进行分析, 得出地上鲜重和株高可以作为糜子光周期敏感性评价性状的结论 (王君杰等, 2020)。在马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 和玉米 (*Zea mays* L.) 的光周期敏感性研究中, 有学者利用隶属函数的分析方法, 对玉米和马铃薯综合指标的隶属度进行分析并对马铃薯和玉米的光周期敏感性进行综合评价, 通过通径分析确定对光周期敏感性效应最大的评价性状 (李婉琳等, 2017; 梁文科, 2008)。国外有学者利用回归分析研究玉米的光周期敏感性评价指标 (Brigitte Gouesnard *et al.*, 2002), 通过回归方程相关指标的斜率确定玉米光周期敏感性评价指标。在大豆 (*Glycine max* (L.) Merr.) 相关研究中, 光周期已被证明在大豆全生育过程中发挥重要作用, 大豆的不同生育时期均会出现不同的光周期反应 (Hongbo Sun *et al.*, 2011)。

杨树作为重要的栽培树种和模式树种, 其生长和生理变化同样会受到光周期的影响, 当环境光照由短日照向长日照过渡时, 杨树顶芽会开始萌动, 激活杨树的生长发育; 当日照时间变短时, 杨树的生长发育会放缓; 当日照时间小于临界时长时, 杨树会停止生长进入休眠阶段 (Rajesh Kumar Singh *et al.*, 2017; Yongshuo H. Fu *et al.*, 2015)。Tylewicz 等研究发现, 冬季短日照会降低欧洲山杨与美洲山杨杂交种 (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) *FT2* 基因的表达, 并通过提高 ABA 和 ABA 受体的水平, 增强 ABA 的响应, ABA 抑制 *PKL*, 诱导愈创葡聚糖合成酶 (callose synthase) 阻断胞间连丝, 并通过抑制拮抗葡聚糖酶来维持这些阻隔, 切断杨树顶端分生组织与生长信号间的联系, 促使杨树停止生长, 进入休眠 (S. Tylewicz *et al.*, 2018)。Ding 等在光周期调控杨树休眠的研究中, 发现了一条与拟南芥花期调控不同的生长量光周期控制方式。*PttGIs* 可能与 *Pttfkl1* 和 *PttCDFs* 组成一个复合体起作用, 控制 *PttFT2* 的表达。*PttFT2* 是调节白杨在短日诱导生长停止的关键基因。在杨树中, *PttGI* 对 *PttFT2* 的独立调控在生长停止和顶芽形成的光周期控制中更为重要 (Jihua Ding *et al.*, 2018)。Maurya 等研究发现, 杨树 BRC 蛋白可以与 *FT2* 蛋白结合形成复合物, 拮抗 *FT* 的表达以增强短日照诱导杨树生长停止的效应 (Jay P. Maurya *et al.*, 2020)。Ramos-Sánchez 等研究发现, 在欧洲山杨中仅过量表达 *CO* 基因并不足以维持短日照下 *FT2* 基因的低水平表达, 短日照条件下 *FT2* 基因表达水平的降低是通过感受暗期长度的生物钟基因 *LHY2* 调控的, 由此推测杨树的光周期反应受到光信号传导途径和生物钟之间相互作用的影响 (José M. Ramos-Sánchez *et al.*, 2019)。

美洲黑杨 (*Populus deltoides* Marshall) 被誉为“真正的”杨树, 其天然群体在密西西比河沿岸生态系统的保护中发挥重要作用, 同时由于具有极高的生产潜力和极为丰富的遗传多样性, 美洲黑杨优良无性系成为世界主栽杨树品种, 而且基因资源现已成为杂交品种选育的重要基因供体 (苏晓华等, 2010;

Annette M. Fahrenkrog *et al.*, 2017)。自 20 世纪 70 年代美洲黑杨引种至中国以来, 育种工作者已通过多种杂交技术手段进行优良品种的选育工作, 培育出大批具有代表性和推广性的黑杨派优良无性系, 创造了巨大的生态价值和经济价值(苏晓华等, 2010)。但长期以来, 国内关于杨树在响应光周期的生长潜力以及光合生理的研究上重视不足, 而我国南北方光周期的显著差异使得杨树育成品种的推广范围具有明显的地域性限制。大部分杨树新品种在不同气候区内存在较大程度的木材轮伐期和物候差异, 光周期的差异也给提高杨树育种和遗传改良的有效性带来了巨大的困难。本研究选择来自美国路易斯安那州、田纳西州、华盛顿州、艾奥瓦州以及加拿大魁北克省的天然美洲黑杨无性系为材料, 对美洲黑杨无性系进行不同光周期培养处理, 研究美洲黑杨在不同光周期下生长性状对光周期的敏感性, 筛选适合作为杨树光周期敏感性评价的性状指标, 探究杨树在不同光周期下的生理响应, 为林木光周期敏感性研究以及气候变化下的杨树适应性育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为 26 个美洲黑杨无性系, 来自中国林业科学研究院林业研究所建于山东省泰安市宁阳县的高桥林场的美洲黑杨种质资源保存库, 采集当年生枝条, 按照统一规格制作插穗, 于 2021 年 3 月 15 日扦插于中国林业科学研究院科研温室。26 个美洲黑杨种源信息如表 1。

表 1 美洲黑杨无性系种源信息

Table 1 Provenance information of *Populus deltoides* clones

种源编码 Provenance coding	无性系数数量 Number of clones	种源地 Provenance	经纬信息	
			Longitude and latitude information	
			西经 West longitude	北纬 North latitude
LS	9	美国路易斯安那州 Louisiana	92°47'	31°51'
TN	7	美国田纳西州 Tennessee	89°32'	36°30'
OW	1	美国艾奥瓦州 Iowa	93°50'	41°52'
WA	1	美国华盛顿州 Washington State	119°40'	46°12'
QB	8	加拿大魁北克省 Quebec	71°59'	46°34'

1.2 试验设计

正常管理三个月后, 每个无性系选取长势一致植株 60 株, 移栽入万象盆(上口径 12cm, 底径 8.5cm, 高 15.5cm)中, 于 6 月 15 日移栽至中国林业科学研究院人工气候室(型号: 九宇金泰 DCS3600), 缓苗 2 周后开始进行控制光周期处理, 根据 Tylewicz 等人的研究, 利用人工气候室控光模块, 设置光周期处理为长日照光期 16h/暗期 8h, 短日照处理为光照 8h/暗期 16h(S. Tylewicz *et al.*, 2018), 温度为恒定 26°C, 湿度设置为 80%。每种光周期处理每个无性系 30 株。6 月 30 日记为 0d, 分别于光周期处理的 0d、20d 和 40d 上午 9:00~11:00 自植株顶部完全展开叶片向下采集第 4~7 片功能叶, 混合制样, 每个无性系随机选择 3 株, 液氮处理后放入-80°C 冰箱备用。

1.3 测定指标与方法

进行控制光周期处理前,于6月30日使用直尺和游标卡尺测定各无性系所有单株的苗高和地径,处理40d后再次测定各无性系未取样单株的苗高地径,据此计算无性系苗高净值和地径净值。

处理40d时每无性系选择3株长势一致单株,每株采集3-5片功能叶,用天平称量叶片鲜重,用叶面积仪(Yaxin-1241,北京)测定叶片长度,宽度和叶面积,用直尺测量叶柄长,然后将叶片放入信封,使用80℃烘箱将叶片烘干后称量叶片干重,计算比叶面积,比叶面积计算公式:比叶面积=叶面积/叶干重(刘可佳等,2022)。

处理40d时将4棵长势一致单株用清水清洗植株根系土壤,整株带回实验室中,测定每株株高,记录每株节间数,计算节间长。将每株茎段与根系装入信封放入80℃烘箱烘至恒重,用天平(分度值0.001g)称量茎段干重与根系干重。

分别采用苏州科铭生物技术有限公司生产的磷酸丙糖异构酶(TPI)测试盒、果糖-1,6-二磷酸醛缩酶(FBA)测试盒、二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)测试盒、植物叶绿素(chlorophyll)含量试剂盒、谷氨酰胺合成酶(GS)试剂盒进行TPI酶活性、FBA酶活性、Rubisco酶活性、总叶绿素含量和GS酶活性测定。叶绿素参与植物光合作用中光能吸收和传递的过程,也可反映植物的生长状态(陆思宇等,2021)。Rubisco、FBA和TPI参与植物光合碳固定的过程中,与植物生长密切相关(尹昊等,2017;刘晗琪等,2020;潘德灼等,2019)。GS参与植物氮素利用和光呼吸等多个生理过程中,可反映植物光呼吸代谢和氮代谢水平(夏小云,2019)。各采样时间点每个指标测定3次重复。

2 数据处理方法

2.1 统计分析

2.1.1 美洲黑杨生长性状差异分析 以两种光周期处理40d后美洲黑杨无性系苗高、地径的净生长值以及叶片、根重、茎重等性状观测值进行单因素方差分析,以明确不同光周期处理对美洲黑杨生长性状的影响。

2.1.2 美洲黑杨生长性状光周期敏感性指标分析 根据梁文科(梁文科,2008)的方法,采用主成分分析法得出以生长性状指标为自变量的不同主成分得分计算式,利用公式 $\mu(x_j) = (x_j - x_{min}) / (x_{max} - x_{min})$ 计算每一无性系各主成分的隶属函数值,其中 x_j 表示无性系在第 j 个主成分中的得分, x_{min} 表示第 j 个主成分中各无性系主成分得分的最小值, x_{max} 表示第 j 个主成分中各无性系主成分得分的最大值。根据综合指标贡献率大小用公式 $w_j = P_j / \text{Sum}(P_j)$ 获得综合指标权重,公式中 w_j 表示第 j 个主成分在所有主成分中的重要程度; P_j 为第 j 个主成分的方差贡献率。光周期敏感性综合值用公式 $D = \text{Sum}[\mu(x_j) \cdot w_j]$ 计算(王君杰等,2020;贾小平等,2018b)。以长日照光周期处理与短日照光周期处理生长性状指标的差值为自变量,光周期敏感性综合值 D 值为因变量进行回归分析,建立回归方程,结合通径分析评选光周期敏感性指标。

2.1.3 不同敏感度无性系对不同光周期处理的生理响应分析 对不同光周期处理不同敏感度美洲黑杨在0d、20d、40d 3个时间点的Rubisco、FBA、TPI等酶活性和总叶绿素含量进行变化趋势分析。对处理40d后不同光周期处理不同敏感度美洲黑杨酶活性和总叶绿素含量差值进行聚类分析。

上述分析和绘图均通过SPSS26.0软件和Origin2021软件实现。

3 结果与分析

3.1 不同光周期处理对美洲黑杨生长性状的影响

为探索不同光周期处理是否对美洲黑杨生长性状产生影响,对26个美洲黑杨无性系在两种不同光周期处理下15个生长性状进行方差分析(表2)。结果发现,除叶片鲜重、叶柄长和节间长外,不同光周期处理会对美洲黑杨各生长性状产生显著影响($p < 0.05$),茎段干重、苗高净值、茎段鲜重、根系干重、地径净值和根系鲜重在短日照处理后相比长日照处理分别下降49.50%、41.91%、40.13%、37.04%、35.33%和27.12%,说明短日照处理会显著影响美洲黑杨的生物量积累,抑制美洲黑杨的生长。比叶面积、叶面积、叶长和叶宽在短日照处理下的观测值均显著大于长日照($p < 0.05$),增幅分别为58.12%、21.15%、8.9%和

7.3%，说明短日照处理可以增大美洲黑杨的比叶面积，改变美洲黑杨的生长策略。美洲黑杨生长性状差异比较结果表明，美洲黑杨的生长性状对光周期变化具有敏感性，可以利用不同光周期处理下具有显著差异的12个生长性状对美洲黑杨的光周期敏感性进行综合评价。

表 2 不同光周期处理下美洲黑杨生长性状差异比较 (均值±标准差)

Table 2 Effects of different photoperiods on the characteristics of *Populus deltoides* (mean ± standard deviation)

性状 Trait	短日照 Short photoperiod	长日照 Long photoperiod	均方 Mean square	F 值 F value
苗高净值 Net growth of plant height (cm)	9.84±5.03b	16.94±10.30a	5790.052	88.172
地径净值 Net growth of ground diameter (cm)	0.097±0.04b	0.15±0.05a	464852.454	188.209
叶长 Leaf length (mm)	86.00±13.33a	78.97±14.33b	5439.111	28.403
叶宽 Leaf width (mm)	70.00±9.66a	65.23±9.26b	2499.004	27.922
叶柄长 Petiole length (mm)	47.70±9.40a	49.91±10.27a	536.809	5.534
叶面积 Leaf area (mm ²)	4449.06±1320.21a	3672.21±1222.45b	66385172.956	41.012
叶鲜重 Fresh weight of leaves (g)	0.74±0.29a	0.76±0.28a	0.034	0.414
叶干重 Leaf dry weight (g)	0.21±0.09b	0.27±0.11a	0.417	41.978
比叶面积 Specific leaf area (mm ² /g)	22423.34±5037.26a	14181.16±3057.38b	7251559673.888	419.064
茎段鲜重 Fresh weight of stem segment (g)	3.49±1.37b	5.83±2.82a	240.622	48.913
根系鲜重 Root fresh weight (g)	6.69±2.97b	9.18±3.81a	272.282	23.352
茎段干重 Stem dry weight (g)	1.54±0.59b	3.05±1.33a	100.687	95.206
根系干重 Root dry weight (g)	1.70±0.90b	2.70±1.12a	43.880	42.312

节间长 (cm)				
Internode length	1.97±0.36a	1.91±0.36a	0.186	1.425
(cm)				
节间数	19.84±2.96b	24.14±6.38a	811.841	32.820
Internode number				

同行不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$)

Different lowercase letters in the same trade show significant differences ($p < 0.05$)

3.2 不同美洲黑杨无性系生长性状光周期敏感度评价

3.2.1 美洲黑杨生长性状光周期敏感度指标分析 光周期敏感度综合评价指标 D 值可以反应植物对光周期变化的综合敏感度, 为计算 26 个美洲黑杨在不同光周期处理下的 D 值, 对美洲黑杨 12 个生长性状在处理 40d 后长日照和短日照表现的差值进行主成分分析 (表 3), 根据各主成分对总遗传方差的贡献, 选择前四个主成分对数据进行分析。前四个主成分的累积方差贡献率为 84.568%, 可以较好的反应不同光周期处理下美洲黑杨生长性状的基本特征, 其余主成分贡献率较小, 可以忽略。由此把美洲黑杨的 12 个性状转换成相互独立的四个主成分, 代表原来 12 个性状 85% 的信息。第一主成分中叶面积、叶宽、叶长、比叶面积对其影响较大, 定义为叶片综合指标, 对应的特征值为 3.507, 贡献率为 29.221%; 第二主成分中根系干重、根系鲜重、叶片干重、茎段干重对其影响较大, 定义为生物量综合指标, 对应特征值为 3.090, 贡献率为 25.752%; 第三个主成分中节间数和茎段鲜重对其影响较大, 定义为茎节综合指标, 特征值为 2.075, 贡献率为 17.293%; 第四个主成分中地径净值和苗高净值对其影响较大, 定义为苗高综合指标, 特征值为 1.476, 贡献率为 12.303%。构建 4 个主成分与 12 个性状的线性模型:

$$F_1 = 0.487X_1 + 0.454X_2 + 0.412X_3 + 0.343X_4 - 0.116X_5 - 0.141X_6 + 0.089X_7 + 0.214X_8 + 0.297X_9 + 0.226X_{10} + 0.201X_{11} + 0.022X_{12};$$

$$F_2 = 0.055X_1 + 0.036X_2 + 0.086X_3 - 0.306X_4 + 0.505X_5 + 0.480X_6 + 0.376X_7 + 0.370X_8 - 0.076X_9 + 0.303X_{10} - 0.002X_{11} - 0.18X_{12}$$

$$F_3 = -0.246X_1 - 0.168X_2 - 0.329X_3 + 0.076X_4 - 0.082X_5 - 0.006X_6 - 0.348X_7 + 0.422X_8 + 0.494X_9 + 0.477X_{10} - 0.103X_{11} + 0.096X_{12}$$

$$F_4 = -0.067X_1 - 0.165X_2 - 0.009X_3 - 0.277X_4 - 0.048X_5 - 0.116X_6 + 0.212X_7 + 0.053X_8 - 0.015X_9 + 0.069X_{10} + 0.644X_{11} + 0.640X_{12}$$

以主成分分析中提取的 4 个主成分得分为基础值, 计算各无性系在各主成分中的隶属函数值 (表 4), 根据各主成分因子贡献率占总贡献率的比值计算权重, 获得主成分 1 至主成分 4 的权重, 分别为 0.346、0.305、0.204 和 0.145, 根据方法 2.1.2 中的公式计算得到美洲黑杨光周期敏感度综合评价指标 D 值。

表 3 美洲黑杨生长性状的主成分分析

Table 3 Principal component analysis of growth characteristics of *Populus deltoides*

性状 Traits	主成分 1 Component 1	主成分 2 Component 2	主成分 3 Component 3	主成分 4 Component 4
叶面积 Leaf area	0.913	0.096	-0.354	-0.081
叶宽 Leaf width	0.851	0.063	-0.242	-0.201
叶长 Leaf length	0.772	0.151	-0.474	-0.011

比叶面积				
Specific leaf area	0.643	-0.538	0.110	-0.337
根系干重				
Root dry weight	-0.218	0.888	-0.118	-0.058
根系鲜重				
Root fresh weight	-0.265	0.844	-0.008	-0.141
叶片干重				
Leaf dry weight	0.166	0.661	-0.501	0.258
茎段干重				
Stem dry weight	0.400	0.651	0.608	0.065
节间数				
Internode number	0.557	-0.134	0.712	-0.018
茎段鲜重				
Fresh weight of stem segment	0.423	0.533	0.687	0.084
地径净值				
Net growth of ground diameter	0.377	-0.004	-0.148	0.782
苗高净值				
Net growth of plant height	0.041	-0.317	0.138	0.777
特征值				
Eigenvalue	3.507	3.090	2.075	1.476
贡献率				
Variance contribution(%)	29.221	25.752	17.293	12.303
累计贡献率				
Accumulation variance contribution (%)	29.221	54.973	72.266	84.568

表 4 无性系的隶属函数值

Table4 Membership function value

无性系 Clone	隶属函数值 Membership function value			
	$\mu 1$	$\mu 2$	$\mu 3$	$\mu 4$
	LS8	1.000	0.430	0.680
TN3	0.330	1.000	1.000	0.370

WA1	0.910	0.360	0.460	0.750
LS9	0.680	0.220	0.870	0.570
QB6	0.570	0.740	0.410	0.080
LS4	0.530	0.300	0.510	0.620
LS7	0.680	0.230	0.630	0.110
QB8	0.500	0.410	0.390	0.480
TN4	0.130	0.410	0.850	0.650
QB5	0.470	0.180	0.680	0.550
LS3	0.440	0.310	0.100	0.460
TN2	0.460	0.340	0.090	0.430
TN5	0.430	0.280	0.120	0.400
QB3	0.490	0.220	0.100	0.500
QB2	0.300	0.790	0.050	0.530
LS1	0.460	0.160	0.860	0.270
LS2	0.640	0.240	0.250	0.350
TN1	0.370	0.060	0.940	0.330
QB1	0.310	0.340	0.020	1.000
OW1	0.140	0.450	0.590	0.340
QB4	0.690	0.320	0.000	0.000
TN7	0.390	0.290	0.230	0.260
LS6	0.380	0.000	0.410	0.410
QB7	0.000	0.270	0.500	0.440
LS5	0.280	0.000	0.410	0.460
TN6	0.170	0.180	0.350	0.290

为筛选适合作为评价美洲黑杨光周期敏感度的性状指标，对美洲黑杨生长性状与光周期敏感度综合评价指标 D 值进行相关性分析、回归分析和通径分析。相关分析结果表明（表 5），与光周期敏感综合指标 D 的相关系数由高到低分别为茎段干重（0.913）、茎段鲜重（0.902）、地径净值（0.722）、节间数（0.600）、苗高净值（0.529）、叶面积（0.469）、叶宽（0.431）、叶长（0.372）、叶片干重（0.320）、根系干重（0.288）、根系鲜重（0.261）、比叶面积（0.082）。其中，叶面积、叶宽和苗高净值与光周期敏感性综合指标 D 值呈显著正相关，茎段干重、节间数、茎段鲜重与地径净值光周期敏感性综合指标 D 值呈极显著正相关。叶长、比叶面积、根系鲜重、根系干重和叶片干重与光周期敏感度综合指标 D 值呈不显著正相关，说明叶长、比叶面积、根系鲜重、根系干重和叶片干重相较其他性状对光周期的敏感性相对较弱，叶宽、叶面积等叶形性状对光周期变化较为敏感，地下根系对光周期变化的敏感性较弱，可能因为地下根系生长主要受其他环境信号调控。

表 5 美洲黑杨生长性状与光周期敏感综合指标 *D* 值的相关性分析

Table5 Correlation coefficient between growth traits and photoperiod sensitive comprehensive index *D* value of *Populus deltoides*

性状 Traits	<i>D</i> 值	叶面积 Leaf area	叶宽 Leaf width	叶长 Leaf length	比叶面积 Specific leaf area	根系干重 Root dry weight	根系鲜重 Root fresh weight	叶片干重 Leaf dry weight	茎段干重 Stem dry weight	节间数 Internode number	茎段鲜重 Fresh weight of stem segment	地径净值 Net growth of ground diameter	苗高净值 Net growth of plant height
<i>D</i> 值	1												
叶面积 Leaf area	0.469*	1											
叶宽 Leaf width	0.431*	0.878**	1										
叶长 Leaf length	0.372	0.886**	0.651**	1									
比叶面积 Specific leaf area	0.082	0.530*	0.518*	0.403	1								
根系干重 Root dry weight	0.288	-0.067	-0.064	0.019	-0.484*	1							
根系鲜重 Root fresh weight	0.261	-0.140	-0.160	-0.018	-0.423	0.954**	1						
叶片干重 Leaf dry weight	0.320	0.372	0.256	0.419	-0.538**	0.460*	0.329	1					
茎段干重 Stem dry weight	0.913**	0.208	0.215	0.127	-0.054	0.385	0.398	0.197	1				
节间数 Internode number	0.600**	0.227	0.284	0.075	0.477*	-0.315	-0.253	-0.278	0.496*	1			
茎段鲜重 Fresh weight of stem segment	0.902**	0.196	0.199	0.078	-0.025	0.223	0.237	0.151	0.969**	0.601**	1		
地径净值 Net growth of ground diameter	0.722**	0.296	0.194	0.315	0.029	-0.051	-0.185	0.235	0.107	0.087	0.089	1	

Net growth of ground diameter													
苗高净值 Net growth of plant heigh	0.529*	-0.065	-0.142	-0.047	0.044	-0.261	-0.243	-0.147	-0.070	0.124	-0.033	0.446*	1

**和*分别表示 0.01 和 0.05 水平上极显著差异和显著差异。

** and * indicate significant correlations at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

采用进入的方法进一步构建美洲黑杨各性状对光周期敏感综合指标 D 值的回归方程： $D=0.207+0.071X_1+0.133X_2+0.073X_3-0.008X_4+0.012X_5+0.014X_6+0.038X_7+0.071X_8+0.129X_9+0.081X_{10}+0.036X_{11}+0.025X_{12}$ ，其中， X_1 、 X_2 、 X_3 、 X_4 、 X_5 、 X_6 、 X_7 、 X_8 、 X_9 、 X_{10} 、 X_{11} 、 X_{12} 分别代表叶面积、叶宽、叶长、比叶面积、根系干重、根系鲜重、叶片干重、茎段干重、节间数、茎段鲜重、地径净值和苗高净值。对进入回归方程的因子进行通径分析（表 6），美洲黑杨 12 个性状中茎段鲜重的直接效应最大（0.338），其次为茎段干重（0.335）、地径净值（0.329）、节间数（0.228）和苗高净值（0.150），其余性状的直接效应均较小。对 D 值直接效应较大的性状与美洲黑杨的生物量直接相关，说明光周期的变化对美洲黑杨生物量具有较大影响，比叶面积对 D 值的直接作用为负值，说明比叶面积主要通过与其他生长性状的间接作用对 D 值产生影响。相关分析中，茎段鲜重与茎段干重的相关系数为 0.969 ($p<0.01$)，二者呈极显著正相关，因此，选择茎段鲜重、节间数、地径净值和苗高净值作为评价美洲黑杨光周期敏感性的性状指标，结合生产实际，苗高净值更适合作为评价美洲黑杨光周期敏感性的直观指标。

表 6 美洲黑杨生长性状与光周期敏感综合指标 D 值的通径分析
Table6 Path analysis between characters and photoperiod sensitivity index D value of *Populus deltoides*

性状 Traits	与 D 值简单 相关 Simple relevant with D	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect											
			叶面积 Leaf area	叶宽 Leaf width	叶长 Leaf length	比叶面积 Specific leaf area	根系干重 Root dry weight	根系鲜重 Root fresh weight	叶片干重 Leaf dry weight	茎段干重 Stem dry weight	节间数 Internode number	茎段鲜重 Fresh weight of stem segment	地径净值 Net growth of ground diameter	苗高净值 Net growth of plant height
叶面积 Leaf area	0.469	0.092		0.074	0.059	-0.004	-0.006	-0.011	0.033	0.070	0.052	0.066	0.05	-0.007
叶宽 Leaf width	0.431	0.084	0.412		0.242	0.042	-0.018	-0.042	0.082	0.196	0.170	0.179	0.072	-0.015
叶长 Leaf length	0.372	0.067	0.416	0.281		0.033	0.005	-0.005	0.134	0.116	0.045	0.070	0.117	-0.005
比叶面积 Specific leaf area	0.082	-0.008	0.249	0.223	0.150		-0.139	-0.110	-0.172	-0.049	0.286	-0.023	0.011	0.005
根系干重 Root dry weight	0.288	0.086	-0.031	-0.028	0.007	-0.040		0.249	0.147	0.352	-0.189	0.201	-0.019	-0.028
根系鲜重 Root fresh weight	0.261	0.076	-0.066	-0.069	-0.007	-0.035	0.275		0.105	0.363	-0.152	0.214	-0.069	-0.026
叶片干重 Leaf dry weight	0.320	0.090	0.174	0.110	0.156	-0.044	0.132	0.086		0.180	-0.167	0.136	0.088	-0.016
茎段干重 Stem dry weight	0.913	0.335	0.098	0.093	0.047	-0.004	0.111	0.104	0.063		0.298	0.874	0.040	-0.007
节间数 Internode number	0.600	0.228	0.106	0.122	0.028	0.039	-0.091	-0.066	-0.089	0.453		0.542	0.032	0.013
茎段鲜重 Fresh weight of stem segment	0.902	0.338	0.092	0.086	0.029	-0.002	0.064	0.062	0.048	0.885	0.361		0.033	-0.004
地径净值 Net growth of ground diameter	0.722	0.329	0.139	0.084	0.117	0.002	-0.015	-0.048	0.075	0.098	0.052	0.080		0.048
苗高净值 Net growth of plant height	0.529	0.150	-0.03	-0.061	-0.017	0.004	-0.075	-0.063	-0.047	-0.064	0.074	-0.030	0.166	

3.2.2 美洲黑杨无性系光周期敏感度评价 光周期敏感度评价对于筛选高光效种质具有重要意义。分析比较美洲黑杨 26 个无性系光周期敏感性综合评价 D 值结果 (表 7), 发现同一种源内无性系间的光周期综合敏感度明显差异。LS 种源无性系的光周期综合敏感度变化范围为 0.249~0.709, TN 种源无性系光周期综合敏感度的变化范围为 0.225~0.678, QB 种源无性系光周期综合敏感度变化范围为 0.249~0.518。显然不同种源及种源内的无性系间的光周期敏感度变化范围均较大。在短日照和长日照处理下, QB 种源无性系的生长表现均低于 LS 种源和 TN 种源的无性系, 说明来自 LS 和 TN 种源的无性系在不同光周期条件下均可能具有更高的生长潜力。光周期敏感性综合评价 D 值最高的无性系为 LS8(0.709)、TN3(0.678)和 WA1(0.627), 最低的为 QB7 (0.249)、LS5 (0.249) 和 TN6 (0.225) (表 7)。高生长是林木育种中首要关注的性状。结合光周期敏感性综合评价 D 值以及长日照处理苗高净值与短日照处理苗高净值比较结果 (表 7), 评选出 3 个高生长高光周期敏感度无性系为来自美国路易斯安那州的 LS9(净值差值 17cm)和 LS4(净值差值 15.5cm)以及来自美国田纳西州的 TN4 (净值差值 14.2cm), 3 个低生长低光周期敏感度无性系为来自加拿大魁北克的 QB7 (净值差值 0.3cm)、QB2 (净值差值 0.2cm) 和 QB4 (净值差值-0.2cm), 作为后续研究光周期处理对美洲黑杨生理性状影响的试验材料。

表 7 美洲黑杨光周期敏感度综合评价指标 D 值Table7 Comprehensive evaluation index D value of photoperiod sensitivity of *Populus deltoides*

D 值排名 Ranking	无性系 Clone	光周期敏感度 综合评价 D 值	长日照处理苗高净 值	短日照处理苗高 净值	不同光周期处理 苗高净值差值
		Comprehensive evaluation index D of photoperiod sensitivity	Plant net height under long photoperiod treatment (cm)	Plant net height under long photoperiod treatment (cm)	Difference of plant height and net worth under different photoperiod treatments (cm)
1	LS8	0.709	25.2	13.4	11.8
2	TN3	0.678	32.7	16.7	16.0
3	WA1	0.627	14.9	7.9	7.0
4	LS9	0.563	31.3	14.3	17.0
5	QB6	0.518	4.8	3.9	0.9
6	LS4	0.470	28.0	12.5	15.5
7	LS7	0.448	15.3	11.1	4.2
8	QB8	0.447	8.8	5.7	3.1
9	TN4	0.438	27.5	13.3	14.2
10	QB5	0.437	17.8	8.1	9.7
11	LS3	0.436	16.4	10.1	6.3
12	TN2	0.436	15.4	10.2	5.2
13	TN5	0.435	21.8	12.1	9.7
14	QB3	0.434	8.6	5.2	3.4
15	QB2	0.433	5.6	5.4	0.2
16	LS1	0.423	23.6	15.0	8.6
17	LS2	0.397	10.0	6.4	3.6
18	TN1	0.386	31.9	16.0	15.9
19	QB1	0.360	3.0	1.8	1.2
20	OW1	0.355	10.1	6.3	3.8
21	QB4	0.335	7.7	7.9	-0.2

22	TN7	0.307	13.9	10.4	3.5
23	LS6	0.276	18.0	11.6	6.4
24	QB7	0.249	2.6	2.3	0.3
25	LS5	0.249	19.2	11.5	7.7
26	TN6	0.225	16.0	12.9	3.1

长日照处理苗高净值=长日照处理 40d 苗高-0d 苗高, 短日照处理苗高净值=短日照处理 40d-0d 苗高, 不同光周期处理苗高净值差值=长日照处理苗高净值-短日照处理苗高净值。

Net plant height under long photoperiod treatment=Long photoperiod treatment 40d plant height - 0d plant height, Net plant height under short photoperiod treatment=Short photoperiod treatment 40d plant height - 0d plant height, Difference of plant height and net worth under different photoperiod treatments= Net plant height under long photoperiod treatment- Net plant height under short photoperiod treatment.

3.3 不同光周期处理对不同敏感度美洲黑杨生理性状的影响

为探索美洲黑杨对光周期的生理响应特征, 选择3.2.2中评选出的3个高生长高光周期敏感度无性系LS9、LS4、TN4和3个低生长低光周期敏感度无性系QB7、QB2、QB4作为研究对象, 进行2种光周期处理下3个时间点叶绿素含量、关键酶活性等性状指标的测定, 分析比较2类不同敏感度无性系在不同光周期处理下的生理指标差异及变化规律。

3.3.1不同光周期处理对美洲黑杨总叶绿素含量的影响 叶绿素在光合作用中负责光能的吸收和传递, 为光合作用的原初反应提供能量, 和植物的生长发育密切相关(陆思宇等, 2021)。不同光周期对美洲黑杨总叶绿素含量的影响如图1所示, 在长日照处理下, 高敏感度无性系的总叶绿素含量随处理时间增加呈先下降后上升的趋势, 低敏感度无性系的总叶绿素含量呈逐渐下降趋势, 说明长日照处理可能对美洲黑杨无性系造成了逆境效应, 使高低敏感度无性系的总叶绿素含量在处理初期均出现下降趋势, 但高敏感度无性系在长日照处理下可能具有更好的自我调节能力, 适应了长日照处理产生的逆境效应后总叶绿素含量开始逐渐上升。在短日照处理下, 高敏感度无性系的总叶绿素含量呈逐步下降趋势, 低敏感度无性系的总叶绿素含量整体随处理时间的增加而上升, 说明低敏感度无性系在短日照处理下可能通过增加总叶绿素含量来增加自身光合作用的能力, 保持生长需要。在不同光周期处理20d时, 两种敏感度无性系在长日照处理下总叶绿素含量的变幅均显著大于短日照处理, 说明美洲黑杨总叶绿素含量极易受到长日照的影响, 对长日照的变化更为敏感。

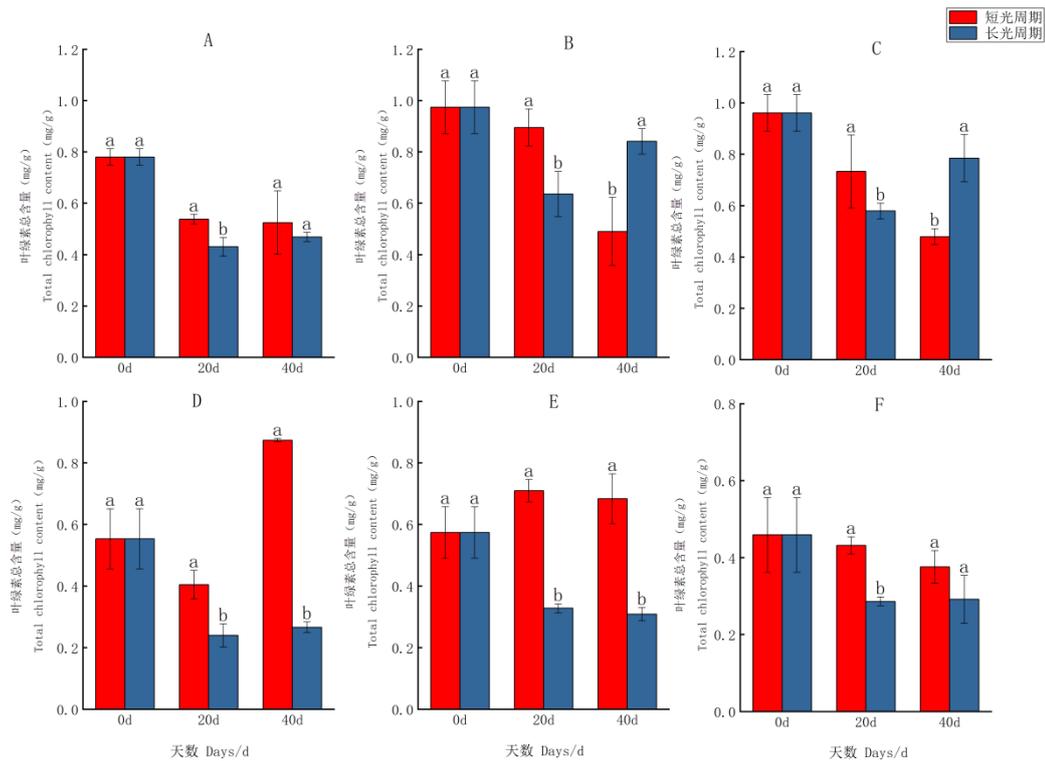


图 1 不同光周期对美洲黑杨总叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of different photoperiod treatments on total chlorophyll content of *Populus deltoides*

A: LS9; B: LS4; C: TN4; D: QB7; E: QB2; F: QB4. 不同小写字母表示不同光周期处理在 0.05 水平上的差异显著性 ($p < 0.05$)。下同。

A: LS9; B: LS4; C: TN4; D: QB7; E: QB2; F: QB4. Different lowercase letters showed significant difference at 0.05 level in different photoperiod treatments ($p < 0.05$). The same below.

3.3.2 不同光周期处理对美洲黑杨 Rubisco 活性影响 在植物体内，核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 是光合作用碳固定过程中发挥重要作用的酶，其活性高低与植物光合作用能力直接相关(梅杨等, 2007)，长日照处理下，不同敏感度无性系的 Rubisco 活性变化趋势相反，高敏感度无性系的 Rubisco 活性随时间增加而逐渐增强，低敏感度无性系的 Rubisco 活性随处理时间增加而不断降低(图2)这可能暗示不同敏感度美洲黑杨的 Rubisco 活性在长日照处理下具有不同的反应机制。短日照处理下，高敏感度无性系的 Rubisco 活性随时间增加呈先增强后降低的趋势，处理 20d 时的 Rubisco 活性整体大于同阶段长日照光周期处理下的 Rubisco 活性，说明高敏感度无性系在短日照处理造成的逆境下具有较强调节 Rubisco 活性的能力，在短日照处理初期提高 Rubisco 活性，可能对无性系的光合作用起到正向调节作用，低敏感度无性系的 Rubisco 活性整体随处理时间增加逐渐降低。在不同光周期处理 40d 后，高敏感度无性系在长日照处理下的 Rubisco 活性均显著大于短日照 ($p < 0.05$)，说明无性系自身对 Rubisco 活性的调控能力是有限的，长时间光照时间不足会显著降低高敏感度无性系的 Rubisco 活性。在不同光周期处理的第 20d 和 40d，低敏感度无性系在短日照处理下的 Rubisco 活性均大于长日照，说明低敏感度无性系的 Rubisco 活性对长日照更为敏感，在长日照下有着更大的变化幅度。总体而言，不同敏感度无性系在长日照下 Rubisco 活性的变化趋势相反，在短日照下 Rubisco 活性的变化趋势存在无性系水平上的区别。

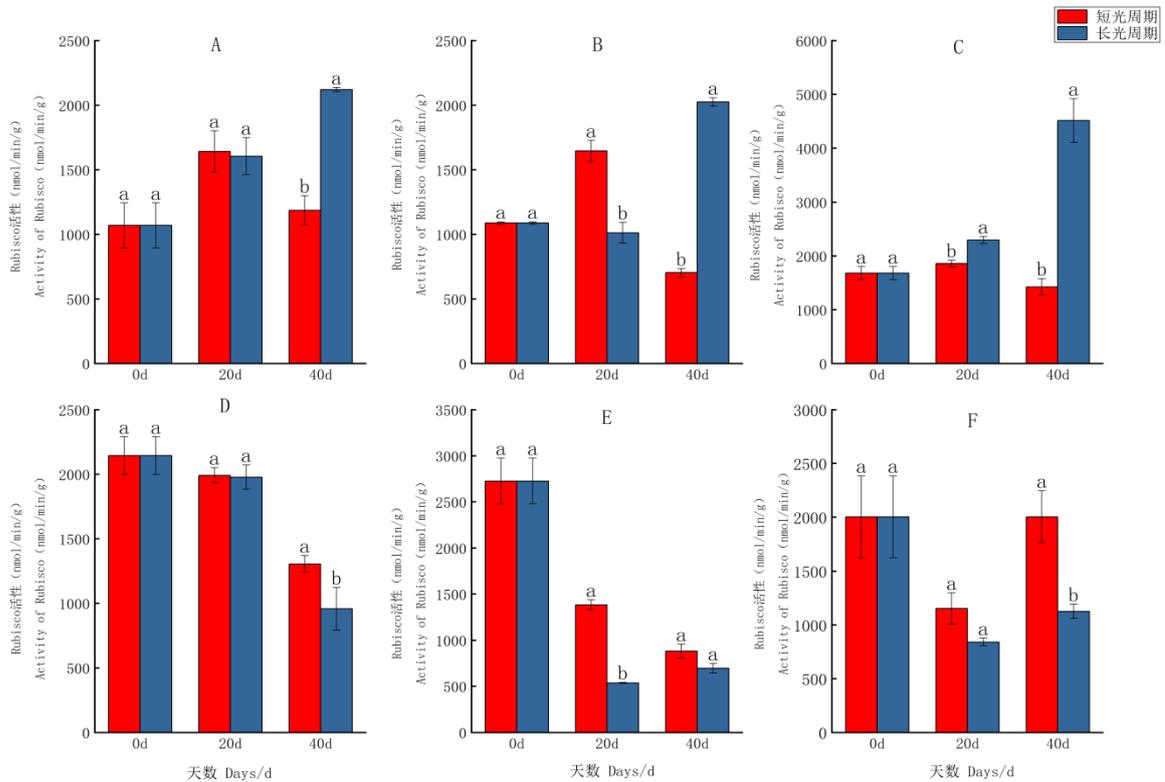


图 2 不同光周期对美洲黑杨 Rubisco 活性的影响

Fig. 2 Effects of different photoperiod treatments on Rubisco activity of *Populus deltoides*

3.3.3 不同光周期处理对美洲黑杨FBA活性影响 在植物叶绿体中，果糖 -1,6- 二磷酸醛缩酶（FBA）可以参与到卡尔文循环过程中，对植物光合作用的调控具有重要作用，同时也参与到植物蔗糖和淀粉等有机物合成等途径中。长日照处理下高敏感度无性系的FBA活性随处理时间增加而增强（图3），低敏感度无性系的FBA活性整体呈下降趋势；在短日照处理下，高敏感度无性系的FBA活性整体变幅较小，低敏感度无性系的FBA活性呈先下降后上升的趋势，在处理0d-20d的过程中降幅较大，说明低敏感度无性系的FBA活性较易受短日照变化的影响，在处理20d-40d低敏感度无性系的FBA活性整体大幅增强，可能是低敏感度无性系适应了短日照的影响，提高自身FBA活性以增加碳同化能力。综上可知，在高敏感度无性系中，长日照可以显著增强无性系FBA活性，处理前后变幅较大，短日照对高敏感度无性系FBA活性的影响不明显，变幅不大，高敏感度无性系的FBA活性对长日照反应较为敏感；在低敏感度无性系中，长日照处理后会降低FBA活性，FBA活性整体变幅较小，低敏感度无性系的FBA活性对短日照变化具有较强的反应，同时对短日照变化的适应和调节能力也较强。FBA与植物体内光合产物的积累密切相关，高敏感度无性系在长短日照处理下的FBA变幅差异较大，可能造成各无性系在不同光周期下蔗糖和淀粉合成速度的区别，使植物生物量积累产生差异，导致高敏感度无性系在不同光周期环境下产生较大的生长差异。

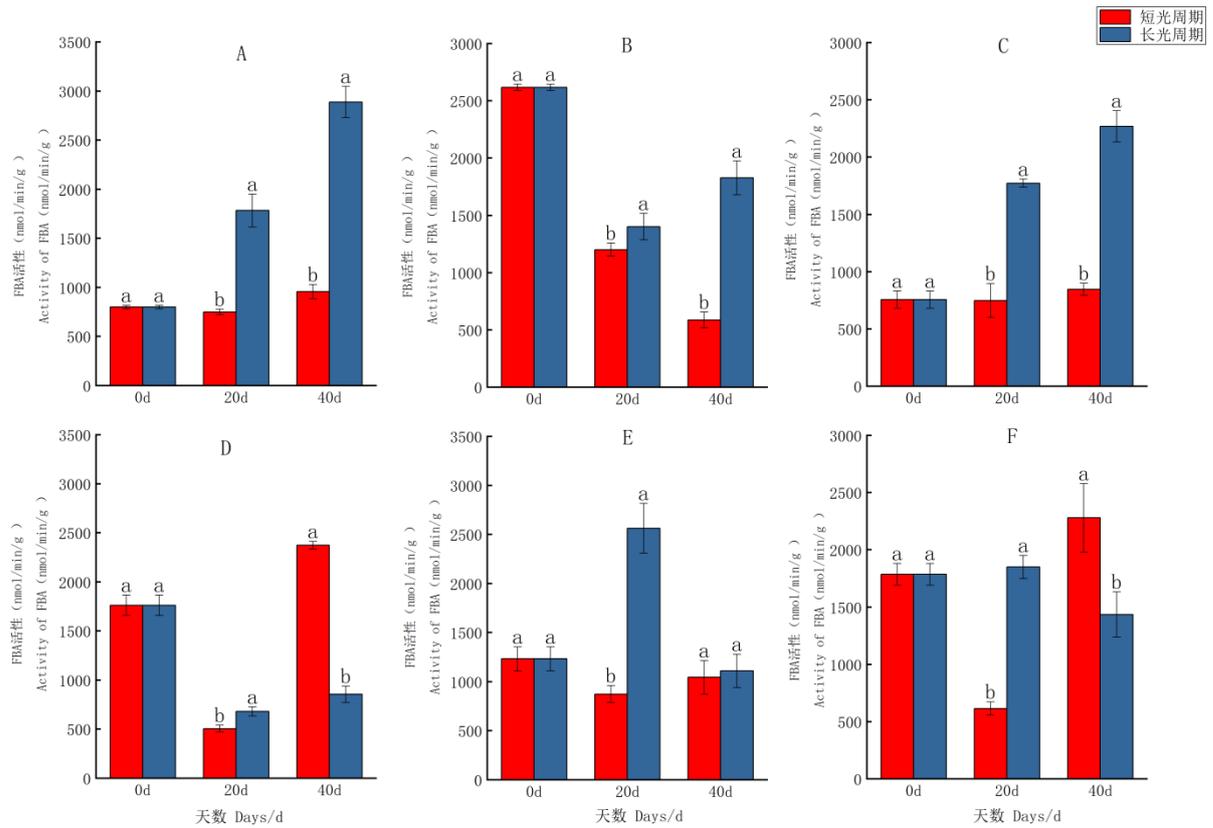


图 3 不同光周期对美洲黑杨 FBA 活性的影响

Fig. 3 Effects of different photoperiod treatments on FBA activity of *Populus deltoides*

3. 3. 4 不同光周期处理对不同敏感度美洲黑杨 TPI 活性影响 磷酸丙糖异构酶 (TPI) 能够催化丙糖磷酸异构体在二羟丙酮磷酸和 D 型甘油醛-3-磷酸之间的转换, 在植物叶绿体参与到光合碳固定的过程中, 对植物的有机物合成发挥重要作用 (刘欣, 2015)。不同光周期处理对不同敏感度无性系 TPI 活性的影响如图 4 所示, 随处理时间的增加, 高敏感度无性系和低敏感度无性系的 TPI 活性在长日照下均呈上升趋势, 说明长日照处理可以增强不同光周期敏感度无性系的 TPI 活性, 可能提高不同敏感度无性系的碳固定能力。短日照处理下, 高敏感度无性系的 TPI 活性整体随时间增加呈上升趋势, 低敏感度无性系的 TPI 活性变化无统一规律, 说明低敏感度无性系的 TPI 活性对短日照的变化不敏感, 基因型的差异可能是导致低敏感度无性系 TPI 活性变化趋势不一致的原因。

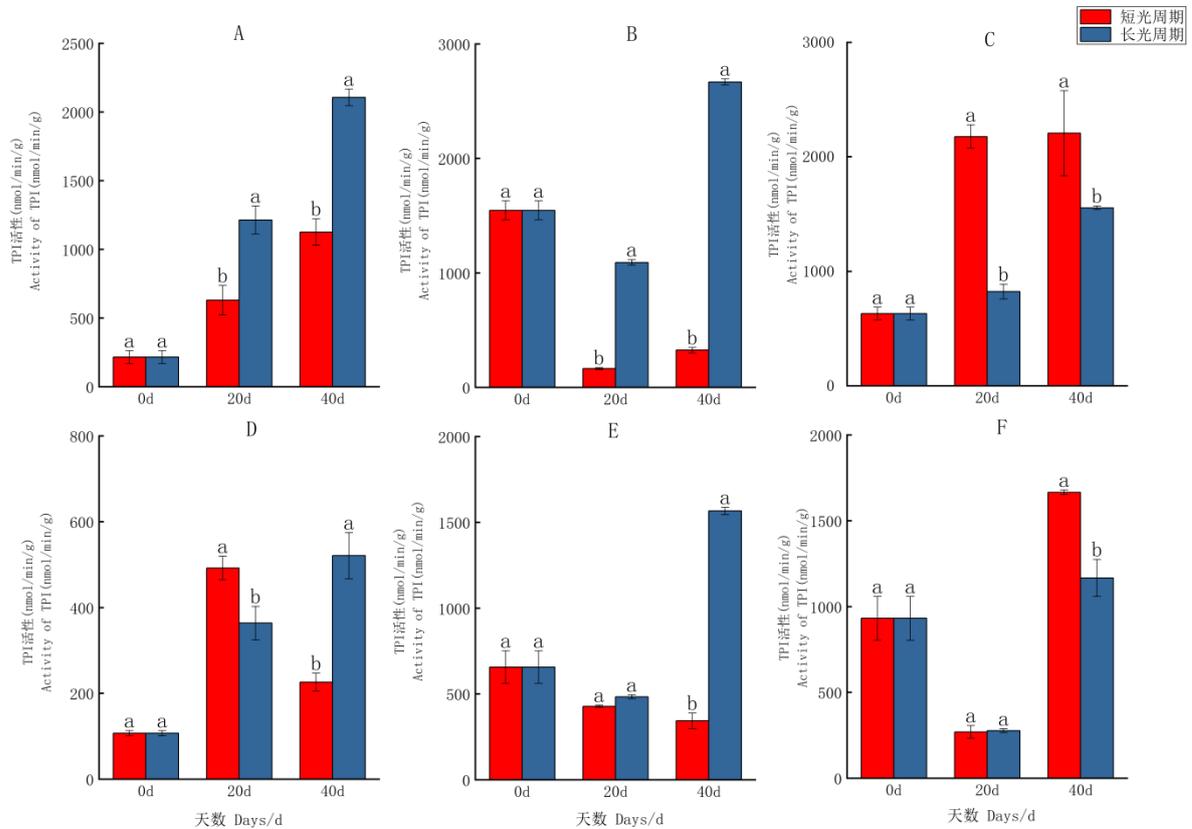


图 4 不同光周期处理对美洲黑杨 TPI 活性的影响
 Fig. 4 Effects of different photoperiod treatments on TPI activity of *Populus deltoides*

3.3.5 不同光周期处理对美洲黑杨 GS 活性影响 谷氨酰胺合成酶 (GS) 不仅参与到植物体内 GS/GOGAT 循环和铵同化的过程中,也作为一种催化酶参与到植物光呼吸的过程中,GS 与植物的生长状态和能量耗散间具有密切关系。不同光周期对不同敏感度无性系 GS 活性影响如图 5 所示,长日照处理下,高敏感度无性系的 GS 活性随时间增加大幅下降,高敏感度无性系的 GS 活性对长日照光周期的反应较为敏感;低敏感度无性系的 GS 活性在长日照光周期处理下没有一致的变化规律。短日照处理下,两类无性系的 GS 活性变化趋势也不一致,高敏感度无性系的 GS 活性整体呈下降趋势,但降幅较小,低敏感度无性系的 GS 活性整体无统一变化规律,在无性系间的变化趋势存在差异。在不同光周期处理 20d 时,两类无性系在短日照处理下的 GS 活性均高于长日照下的 GS 活性,说明长日照处理初期可快速降低不同敏感度无性系的 GS 活性,GS 活性对长日照变化具有较强敏感性。GS 作为氮素代谢途径中的关键酶,参与到植物体内各项生理生化过程,与植物光呼吸有紧密关系,长日照处理下高敏感度无性系的 GS 活性降幅远大于低敏感度无性系的降幅,可能说明高敏感度无性系在长日照处理下的光呼吸水平大幅降低,减少了能量耗散和元素流失,使高敏感度无性系与低敏感度无性系相比在不同光周期处理下的生物量积累产生更大差异。

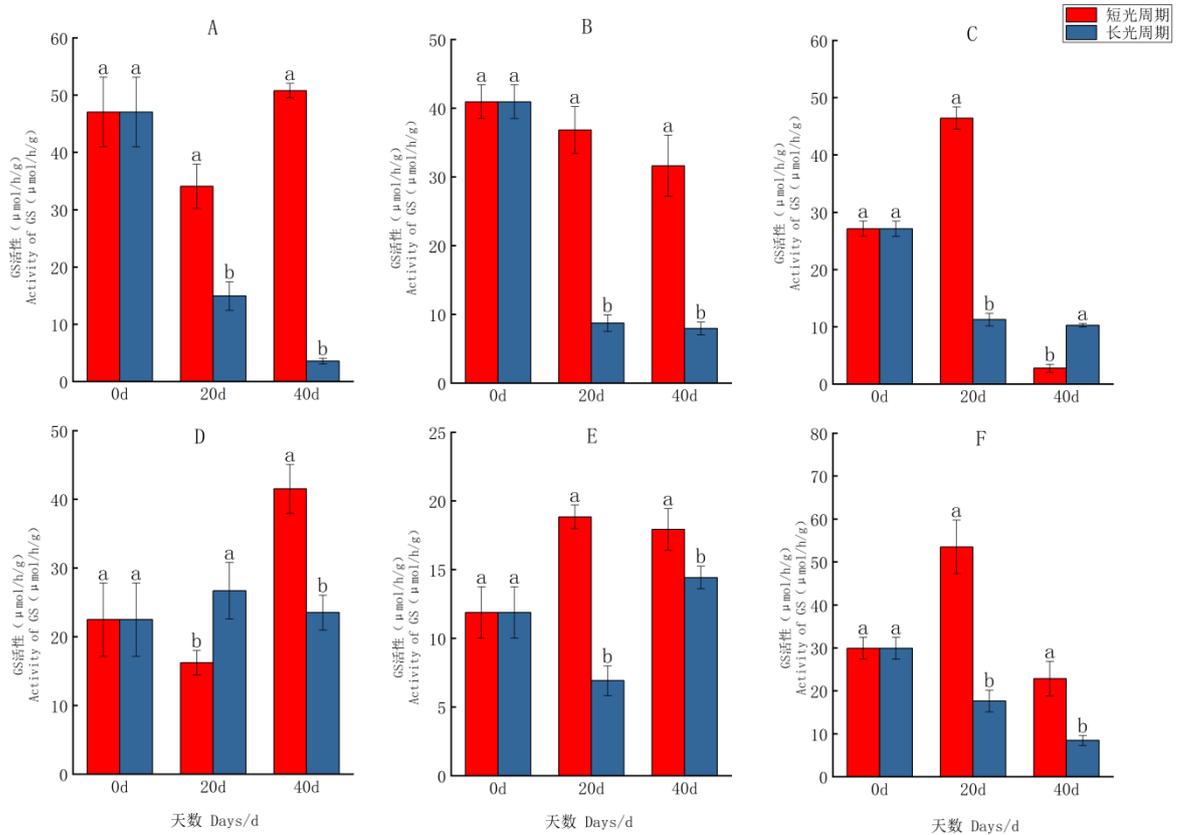


图 5 不同光周期对美洲黑杨 GS 活性的影响
 Fig. 5 Effects of different photoperiod treatments on GS activity of *Populus deltoides*

3.3.6 不同敏感度美洲黑杨聚类分析 对 6 个美洲黑杨无性系不同光周期处理 40d 后酶活和总叶绿素含量的相对值进行聚类分析 (图 6), 发现 6 个无性系在类间距离系数为 1.4 时可分为两类。一类为来自南方种源区的无性系 LS9、LS4 和 TN4, 另一类为来自北方种源区的无性系 QB2、QB4 和 QB7。明显为南方种源的这一类无性系在长日照处理 40d 后的 Rubisco 活性、FBA 活性和总叶绿素含量均远高于短日照处理; 偏北方种源的这一类无性系在长日照处理 40d 后的 Rubisco 活性、FBA 活性和总叶绿素含量均低于短日照处理, 与 3.2.2 中按不同生长量和不同敏感度进行分类的相同。这说明不同敏感度美洲黑杨无性系的酶活性和总叶绿素含量在不同光周期处理下会产生不同的响应特征。组间距离为 0.8 时, 6 个无性系可分为 3 类, 其中来自路易斯安那州种源的无性系聚为一类, 田纳西州种源聚为一类, 魁北克省种源聚为一类, 说明同一种源无性系在不同光周期处理下的生理响应具有相似性。

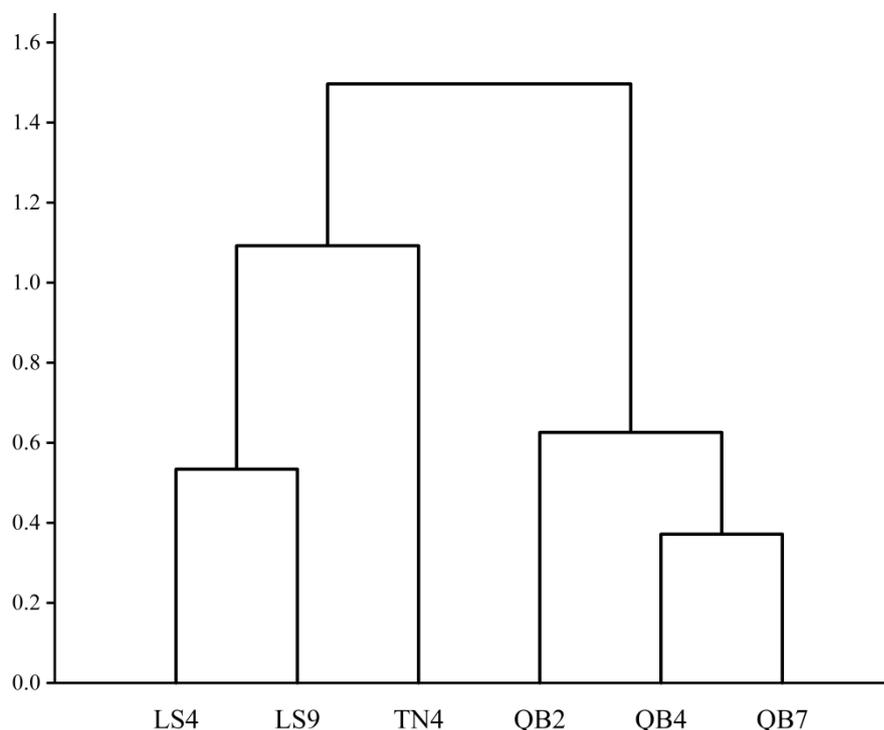


图 6 不同敏感度美洲黑杨聚类图

Fig. 6 Cluster diagram of *Populus deltoides* with different sensitivity

4 讨论

4.1 光周期处理对美洲黑杨生长性状的影响

同许多作物一样，不同光周期对美洲黑杨的生长性状可以产生显著的影响。姚宁等研究发现，延长日照光周期可以增强栎属 (*Quercus* L.) 植物幼苗 PS II 反应中心的活性，提高栎属植物光能利用效率，缩短日照光周期会降低栎属植物的原初光能转化效率，使叶片的转化能力降低，种间生物量产生差异(姚宁等, 2022)，在水培生菜 (*Lactuca sativa*) 和小麦 (*Triticum aestivum* L.) 等作物中，通过延长日照时长至 16 小时或在夜间补光 6 小时，可以显著提高作物的净光合速率，提高作物的碳同化能力，进而提高作物产量(冉午玲等, 2017; 刘杰等, 2019)。朱开元等研究发现，延长日照光周期可显著促进罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus* [Thunb.] D. Don) 和鸡爪槭 (*Acer palmatum* Thunb.) 苗期的株高生长，促进苗木的干物质积累(朱开元等, 2016)。本研究中，美洲黑杨的苗高净值、地径净值、节间数、茎段鲜重和干重等生长性状在两种光周期处理下产生了显著差异，与前人的研究结果类似，表明光周期对美洲黑杨地上部分生物量累积具有显著影响。节间长是植物生长速度的体现，节间长越大表明植物的生长速度越快(杨成超等, 2010)。在不同光周期下美洲黑杨节间长的表现无显著差异，但长日照处理下的节间数显著大于短日照处理，说明美洲黑杨在不同光周期下的生长速度一致，短日照可能导致美洲黑杨生长期变短，而长日照可能增长了美洲黑杨生长期，使美洲黑杨苗高净值、地径净值、茎段鲜重、茎段干重、根系鲜重、根系干重等与生物量相关性性状出现显著变化，导致不同光周期处理间无性系生长的差异。反应美洲黑杨地下部分生物量累积的根系鲜重和根系干重虽然在两种光周期处理下也产生显著差异，但根系鲜重和根系干重与美洲黑杨光周期敏感性综合评价指标 D 值的相关性和直接效应都较低，说明美洲黑杨地下部分生物量累积还受除光周期以外其他环境因素的影响。

叶片性状中，叶面积、叶长、叶宽和比叶面积在短日照处理下的观测值显著大于长日照处理，植物在

弱光环境下会通过增加叶面积来扩大吸收光能的能力,增加干物质积累,比叶面积增大,本研究中,短日照处理 40d 后美洲黑杨的比叶面积显著大于长日照处理,这说明美洲黑杨在感受到外界光周期变短时会增加自身叶面积以扩大对光能的捕捉,提高光合积累,但短日照与弱光对美洲黑杨比叶面积的影响机制是否相同有待进一步探讨。研究表明,叶面积和叶柄长具有异速生长关系,叶面积的增大通常会使叶柄长出现不同比例增大的现象(李露等, 2022),叶面积和叶柄长的异速生长关系在不同物种间存在差异,本研究中叶柄长在不同处理下的差异无显著性,可能是因为美洲黑杨在短日照光周期处理下对叶片的生物量投资更多导致。

4.2 美洲黑杨光周期敏感度评价

对植物光周期敏感度进行研究,是开展跨气候区优质种质评价及筛选、应对气候变化适应性育种和揭示光周期敏感性状 QTL 定位及分析的基础性工作。通过隶属函数分析建立种质光周期敏感性综合评价指标 D 值的方法已在玉米、马铃薯、谷子和糜子等作物的光周期敏感性研究中获得广泛应用(李婉琳等, 2017; 梁文科, 2008; 王君杰等, 2020; 贾小平等, 2018a)。在玉米、糜子等作物中,将株高作为评价种质光周期敏感性的性状指标(朱正梅等, 2009; 王君杰等, 2020),这与本研究的结果类似,但林木生长模式与作物不同,作物多为一年生植物,可以在一年内完成营养生长到生殖生长的转变,所以可选择当年株高作为评价指标,多年生林木由营养生长转变为生殖生长的周期较长,且林木基因型丰富,遗传结构的差异也可能导致不同基因型间株高的差异,选择苗高净值作为评价指标可以消除不同基因型生长的差异,同时在大田试验中苗高净值观测相对直观、简便。因此,苗高净值适合作为评价美洲黑杨光周期敏感性的实践操作指标。

陈存等人研究表明,美洲黑杨种质资源具有较高的遗传多样性,表型性状和生理性状在不同种源间也表现出显著差异(陈存等, 2020),本研究中,美洲黑杨光周期敏感性综合评价指标 D 值排名中同一种源内不同无性系的 D 值差异较大,可能与各种源无性系的遗传变异有关,造成美洲黑杨不同种源内无性系间对光周期变化反应的差异。某些 D 值排名靠前的无性系在不同光周期处理下的苗高净值差值却较低,如 LS8 的 D 值排名第 1,在苗高净值差值排名第 6,WA1 的 D 值排名第 3,苗高净值差值排名第 11,这可能说明 LS8 和 WA1 的主成分得分在代表叶片性状综合指标中占比较高,而在代表地上部分生物量综合指标部分占比较低。 D 值排名虽然综合了多项生长性状信息,但也因此降低了苗高生长在综合评价中的比重,在实际育种工作中,应结合育种目标,根据育种需求选择相应无性系类型。

4.3 不同光周期对不同敏感度美洲黑杨生理活性的影响

自然界中,植物干重的 90%~95%来自于光合作用(林荣呈等, 2021),在植物生产工作中,提高植物光能利用率,制造更多光合产物是研究学者一直追求的目标。光合作用一般分为两个阶段:光反应阶段和暗反应阶段,光反应阶段植物可以将外界光能转变为同化力,同时释放 O_2 ,光反应阶段产生的同化力可以在暗反应阶段将 CO_2 转换为可储存形式的糖类。光合作用的反应过程大致可分为三个部分:(1)光能的吸收传递与转换;(2)电子传递和光合磷酸化;(3)碳同化过程(盛阳阳等, 2022)。在光反应阶段,植物通过叶片中叶绿素分子实现对光能的吸收和传递,其产生的一系列电子传递过程为光合作用中的碳同化提供了同化力。陆思宇等研究发现,光周期会显著影响菊花(*Chrysanthemum morifolium*)叶片光合色素的含量,在试验初期,短日照处理下菊花叶片总叶绿素含量要高于长日照处理的总叶绿素含量,推测光照时长不足会对菊花产生逆境效应(陆思宇等, 2021),这与本试验处理 20d 时的结果相符,短日照处理 20d 时各无性系的总叶绿素含量均高于长日照处理下的总叶绿素含量,说明美洲黑杨面对光周期不足的环境时可能通过

提高光合色素合成来增强光合作用抵抗逆境。在长日照处理下，高敏感度无性系总叶绿素含量呈先下降后上升的趋势，低敏感度无性系的总叶绿素含量呈逐渐下降趋势，说明过长的光周期处理也会对美洲黑杨的总叶绿素含量产生逆境效应，阻碍美洲黑杨总叶绿素合成，但高敏感度无性系在处理 20d 到 40d 的过程中，总叶绿素含量逐渐升高，而低敏感度无性系的总叶绿素含量没有升高趋势，说明高敏感度无性系对长日照的逆境具有更快的适应能力；短日照处理下，高敏感度无性系的总叶绿素含量呈逐渐降低趋势，低敏感度无性系的总叶绿素含量无统一变化规律，低敏感度无性系表现出的差异可能由不同无性系的遗传差异造成。

Rubisco (1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶) 是植物光合碳同化过程关键酶，催化 CO_2 同化的第一步反应，其活性高低是影响植物光合效率的重要因素之一，近年来，研究人员致力于提高 Rubisco 的催化效率，尹吴等将毛果杨 (*Populus trichocarpa*) 中 *RCA* (Rubisco 活化酶) 基因遗传转化入南林 895 杨中，发现转基因后的杨树具有较强的净光合速率，侧面说明提高 Rubisco 活性可以使杨树的净光合速率提高(尹吴等, 2017)。在玉米中将 Rubisco 的大、小亚基与 *RAFI* 共表达后，可以使玉米 Rubisco 含量提高 30% 以上，同时转基因玉米的 CO_2 同化力增加了 15%，提高了转基因玉米的生物量(Coralie E. Salesse-Smith *et al.*, 2018)，本研究中，高敏感度无性系在长日照处理下的 Rubisco 活性随时间增加而增强，这与前人的研究一致，同时短日照处理下的变化趋势为先升高后降低，但处理 0d 和 40d 的 Rubisco 活性差异不大，高敏感度无性系的 Rubisco 活性在长短日照处理下均具有相对稳定的变化趋势，长日照下美洲黑杨 Rubisco 活性增强有利于提高 CO_2 的同化力，加快干物质的积累，短日照下美洲黑杨的 Rubisco 活性变化不大，这与高敏感度无性系在不同光周期处理后出现较高的苗高净值相对值现象吻合。低敏感度无性系的 Rubisco 活性在长短日照处理下均随时间增加而降低，这可能说明低敏感度无性系的 Rubisco 活性对光周期变化不敏感，Rubisco 活性的降低可能由其他因素导致。高敏感度无性系的 Rubisco 活性对光周期较为敏感，增加光照时长可以大幅增强高敏感度无性系 Rubisco 的活性，低敏感度无性系的 Rubisco 活性在长日照下不断降低，说明低敏感度无性系 Rubisco 活性对长日照的响应机制与高敏感度无性系有较大差异。

FBA (果糖 -1, 6- 二磷酸醛缩酶) 是植物光合碳同化过程中发挥重要作用的酶，在烟草叶绿体中过表达 FBA 可以使烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 光合能力增强，提高生长和生物量，在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中过表达 FBA 同样具有类似的结果(Andrew J. Simkin *et al.*, 2015; Kimio Uematsu *et al.*, 2012)。在胞质中 FBA 则参与到蔗糖磷酸合酶途径中，将卡尔文循环中的产物丙糖磷酸最终转化为蔗糖和淀粉贮藏起来(Geng-Yin Lv *et al.*, 2017; L. Taiz and E. Zeiger, 2015)。刘晗琪等研究发现 *FBA* 基因的表达量会显著影响杨树的净光合速率，进而影响杨树生物量的积累(刘晗琪等, 2020)。本研究中，高敏感度无性系在长日照处理下的 FBA 活性随处理时间增加而逐渐增强，说明高敏感度无性系 FBA 活性对长日照变化较为敏感，在短日照处理下，高敏感度无性系的 FBA 活性在处理前后变化不大，与二者 Rubisco 活性变化趋势相似，说明高敏感度无性系的 FBA 活性对短日照的变化不敏感；低敏感度无性系的 FBA 活性在长日照处理下并没有随时间延长而呈现统一的规律，在短日照处理下，低敏感度无性系的 FBA 活性均呈先下降后上升的趋势，可能是因为短日照处理初期会对低敏感度无性系造成一定的胁迫影响，在 20d 至 40d，低敏感度无性系的 FBA 活性逐渐上升，说明低敏感度无性系在 20d 后适应了短日照处理造成的胁迫，并逐步提高自身 FBA 活性，使低敏感度无性系在长短日照下的生物量积累差异降低。

TPI (磷酸丙糖异构酶) 普遍存在于各种原核和真核生物中，参与生物体内多种生理过程和代谢途径，TPI 酶可以催化 DHAP 与 GAP 间的可逆转换，位于叶绿体中的 TPI 还参与到卡尔文循环中(Katrin Henze *et al.*, 1994)，在 C_3 产物还原的过程中发挥重要作用。TPI 在植物中还被证实参与到对各类逆境的响应中，在盐和干旱胁迫下，水稻 (*Oryza sativa* L.) *TPI* 基因的表达会发生显著差异(G. H. Salekdeh *et al.*, 2002)，在拟南芥 *pTPI* 突变体中，由于 *pTPI* 数量严重减少，导致突变体的生长受阻，表现矮缩表型(Mingjie

Chen *et al.*, 2010)。本研究中, 两种敏感度无性系在长日照光周期处理下的 TPI 活性都随时间增加而升高, TPI 活性的上升有助于提高美洲黑杨的抗性, 保障光合作用正常进行, 但不同无性系的 TPI 活性在处理前后的升幅不同, 这暗示不同无性系的 TPI 活性调节能力具有差异。不同敏感度无性系在短日照处理下的 TPI 活性变化没有统一的规律, 后续需以基因型为单位开展进一步研究。

GS (谷氨酰胺合成酶) 在植物氮素代谢和光呼吸中发挥重要作用, 在植物氮循环中催化谷氨酸和 NH_4^+ 合成谷氨酰胺, 在植物光呼吸过程中, 会产生比其他途径高 5-10 倍的 NH_4^+ , GS 活性变高可以减少植物的氮素流失, 但较高的 GS 活性也意味着较高的植物光呼吸水平, 同时 GS 活性在衰老叶片中较高, 也侧面反映叶片的生长状态(夏小云, 2019)。本研究中, 高敏感度无性系的 GS 活性在长日照处理下呈逐渐降低趋势, 处理 0d 至 20d 的降幅巨大, 表现较强的敏感性, 在短日照处理 20d 和 40d 的 GS 活性均显著高于长日照处理下的 GS 活性, 高敏感度无性系的 GS 活性对长日照较为敏感, 可能与长日照处理下美洲黑杨的生长状态有关, 长日照处理下的高敏感度无性系具有较长的生长期, 因此叶片一直处于旺盛发育阶段, 使高敏感度无性系的 GS 活性在长日照下逐渐降低。低敏感度无性系在长短日照处理下的 GS 活性均没有统一变化规律, 可能说明低敏感度无性系具有与高敏感度无性系不同的 GS 活性响应机制。

综上所述, 本文研究整体在于阐明不同来源地美洲黑杨无性系的光周期反应与表型性状及其生物学产量的关系, 但鉴于工作量和成本在对 26 个无性系的生长指标测定分析之后, 仅选取具有光周期敏感度代表性的 6 个无性系进行不同光周期处理生理响应特征分析, 发现不同光周期敏感度美洲黑杨在不同光周期处理下的生理活性表现并不一致, 随着不同光周期处理时间的延长, 高敏感度无性系的总叶绿素含量可以更快的适应光周期变化的影响, 长日照处理下 Rubisco 活性在不同敏感度美洲黑杨无性系中表现出相反的变化趋势, 还有待进一步深入研究其响应机理特别是分子机制。此外, 后续研究还需将各种指标测定的美洲黑杨无性系保持一致, 并尽可能地扩大加参试无性系数数量, 对每个无性系进行综合分析和评价可能会获得更多美洲黑杨的光周期响应重要信息和更为准确的美洲黑杨无性系品种培育及推广应用适生范围建议

5 结论

光周期对美洲黑杨生长具有显著影响, 美洲黑杨各性状对光周期敏感性由强到弱排序为: 茎段干重、地径净值、苗高净值、茎段鲜重、根系干重、比叶面积、根系鲜重、叶片干重、节间数、叶面积、叶长、叶宽。茎段鲜重、节间数、地径净值和苗高净值均表现出较强的光周期敏感性, 结合实际生产可选择苗高净值作为美洲黑杨光周期敏感性评价的直接指标。各种源美洲黑杨无性系的光周期敏感度变化范围均较大, 同一种源内无性系光周期敏感度不同, 光周期综合敏感度最高的无性系为 LS8、TN3、WA1, 最低的无性系为 QB7、LS5、TN6, 结合生长表现筛选出高生长高光周期敏感度无性系 LS9、LS4、TN4 和低生长低光周期敏感度无性系 QB7、QB2、QB4。不同光周期敏感度美洲黑杨对光周期变化的生理响应不同, 高敏感度美洲黑杨的 FBA 活性、GS 活性对长日照变化更加敏感, 高敏感度美洲黑杨的 Rubisco 活性在长日照处理下随时间增加逐渐增强, 低敏感度美洲黑杨的 Rubisco 活性在长日照下的变化趋势与高敏感度无性系相反, 基因型的不同会使美洲黑杨对光周期生理响应产生一定差异。LS9、LS4、TN4、QB7、QB2 和 QB4 可作为培育跨气候区广适性美洲黑杨品种的杂交亲本进行后续研究, 也可作为探索美洲黑杨光周期敏感性分子机理的研究材料。

参 考 文 献

- Andrew J. Simkin, Lorna McAusland, Lauren R. Headland, *et al.* 2015. Multigene manipulation of photosynthetic carbon assimilation increases CO₂ fixation and biomass yield in tobacco. *Journal of Experimental Botany*, 66, 4075–4090.
- Annette M. Fahrenkrog, Leandro G. Neves, Márcio F. R. Resende, *et al.* 2017. Population genomics of the eastern cottonwood (*Populus deltoides*). *Ecology and Evolution*, 7, 9426–9440.
- Brigitte Gouesnard, Cécile Rebourg, Claude Welcker, Alain Charcosset. 2002. Analysis of photoperiod sensitivity within a collection of tropical maize populations. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49, 471–481.
- Coralie E. Saless-Smith, Robert E. Sharwood, Florian A. Busch, *et al.* 2018. Overexpression of Rubisco subunits with *RAFL* increases Rubisco content in maize. *Nature Plants*, 4, 802–810.
- Ding J H, Ove Nilsson, 2016. Molecular regulation of phenology in trees — because the seasons they are a-changin'. *Current opinion in plant biology*. 29,73–79.
- G. H. Salekdeh, J. Siopongco, L. J. Wade, *et al.* 2002. A proteomic approach to analyzing drought-and salt-responsiveness in rice. *Field Crops Research*, 76, 199–219.
- Geng-Yin Lv, Xiao-Guang Guo, Li-Ping Xie, *et al.* 2017. Molecular characterization, gene evolution, and expression analysis of the Fructose-1, 6-bisphosphate Aldolase (FBA) gene Family in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 8.
- Hongbo Sun, Zhen Jia, Dong Cao, *et al.* 2011. *GmFT2a*, a Soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance. *PLoS ONE*, 6(12). e29238.
- Jay P. Maurya, Rajesh Kumar Singh, Pal C. Miskolczi, *et al.* 2020. Branching regulator *BRC1* mediates photoperiodic control of seasonal growth in Hybrid Aspen. *Current Biology*, 30, 122-126.
- Jihua Ding, Henrik Böhlenius, Mark Georg Rühl, *et al.* 2018. *GIGANTEA*-like genes control seasonal growth cessation in *Populus*. *The New Phytologist*, 1491–1503.
- José M. Ramos-Sánchez, Paolo M. Triozzi, Daniel Alique, Feng Geng, *et al.* 2019. LHY2 Integrates night-length information to determine timing of poplar photoperiodic growth. *Current Biology*, 29, 2402-2406.
- Katrin Henze, Claus Schnarrenberger, Josef Kellermann, William Martin. 1994. Chloroplast and cytosolic triosephosphate isomerases from spinach: purification, microsequencing and cDNA cloning of the chloroplast enzyme. *Plant Molecular Biology*, 26, 1961–1973.
- Kimio Uematsu, Nobuaki Suzuki, Tomoko Iwamae, *et al.* 2012. Increased fructose 1,6-bisphosphate aldolase in plastids enhances growth and photosynthesis of tobacco plants. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3001–3009.
- L. Taiz, E. Zeiger. 2015. *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates, Inc.
- Mingjie Chen, Jay J Thelen. 2010. The plastid isoform of triose phosphate isomerase is required for the postgerminative transition from heterotrophic to autotrophic growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22, 77–90.
- Rajesh Kumar Singh, Tetiana Svystun, Badr Aldahmash, *et al.* 2017. Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees - a molecular perspective. *The New Phytologist*, 213, 511–524.
- Salisbury FB, Ross C, 1992. *Plant Physiology*, 4th ed. Wadsworth, CA
- S. Tylewicz, A. Petterle, S. Marttila, P. Miskolczi, *et al.* 2018. Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA acting on cell-cell communication. *Science*, 360, 212–215.
- Yongshuo H. Fu, Hongfang Zhao, Shilong Piao, *et al.* 2015. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 526, 104–107.
- 尹吴, 孙伟博, 周燕, 等. 2017. 毛果杨 Rubisco 活化酶基因的克隆与功能分析. *林业科学*, 53(4), 83–95.
- (Yin W, Sun W B, Zhou Y, *et al.* 2017. Cloning and functional analysis of Rubisco activase gene from *Populus trichocarpa*. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(4): 83-95. [in Chinese])
- 刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 2022. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. *生态学报*, 42(3), 872–883.
- (Liu K J, He N P, Hou J H. 2022. Spatial patterns and influencing factors of specific leaf area in typical temperate forests. *Acta Ecologica Sinica*, 42(3), 872–883. [in Chinese])
- 刘晗琪, 陈兴浩, 张新建, 等. 2020. 杨树 FBA 基因家族的鉴定及生物信息学分析. *分子植物育种*, 18(18): 5982-5990.
- (Liu H Q, Chen X H, Zhang X J, *et al.* 2020. Identification and bioinformatics analysis of FBA gene family in poplar. *Molecular Plant Breeding*, 18(18): 5982-5990. [in Chinese])
- 刘欣, 2015. 羊草 TPI 基因克隆及其相关基因对逆境胁迫的响应分析. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学.
- (Liu X. 2015. Cloning of *TPI* and analysis of related genes in response to stress in *Leymus chinensis*. Harbin : Harbin Normal University. [in Chinese])

- 夏小云. 2019. 不同氮效率小麦品种光合及氮代谢差异. 南京: 南京农业大学.
(Xia X Y. 2019. Differences in photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism in wheat cultivars with various nitrogen efficiency. Nanjing: Nanjing Agricultural University. [in Chinese])
- 李婉琳, 宋洁, 郭华春. 2017. 引自 CIP 的马铃薯新品系的光周期敏感性评价. 云南农业大学学报(自然科学), 32(3): 395-401.
(Li W L, Song J, Guo H C. 2017. Evaluation of photoperiod sensitivity of introduced potato new lines from international potato. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 32(3): 395-401. [in Chinese])
- 李知. 2016. 玉米光周期反应的遗传基础研究. 北京: 中国农业大学.
(Li Z. 2016. Study on the genetic basis of maize photoperiod response traits. Beijing: China Agricultural University. [in Chinese])
- 李露, 金光泽, 刘志理. 2022. 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 46(6): 687-699.
(Li L, Jin G Z, Liu Z L. 2022. Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest. Chinese Journal of Plant Ecology, 46(6): 687-699. [in Chinese])
- 林荣呈, 杨文强, 王柏臣, 等. 2021. 光合作用研究若干前沿进展与展望. 中国科学: 生命科学, 51(10): 1376-1384.
(Lin R C, Yang W Q, Wang B C, *et al.* 2021. Advances and perspectives in several areas of photosynthesis research. SCIENTIA SINICA Vitae, 51(10): 1376-1384. [in Chinese])
- 梁文科. 2008. 热带温带玉米群体育种价值评估及光周期反应敏感性指标研究. 武汉: 华中农业大学.
(Liang W K. 2008. Assessment on potential of tropical & temperate maize populations and index analysis of photoperiod sensitivity. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [in Chinese])
- 梅杨, 李海蓝, 谢晋, 罗红艺. 2007. 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco). 植物生理学通讯, 43(2): 363-368.
(Mei Y, Li H L, Xie J, Luo H Y. 2007. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase(Rubisco). Plant Physiology Journal, 43(2): 363-368. [in Chinese])
- 潘德灼, 钟灿钰, 邓朝军, 等. 2019. 枇杷果实品质形成过程中差异表达蛋白的变化. 果树学报, 36(6), 705-717.
(Pan D Z, Zhong C Y, Deng C J, *et al.* 2019. Study on differentially expressed proteins during the fruit quality formation in loquat (*Eriobotrya japonica*). Journal of Fruit Science, 36(6), 705-717.
- 王君杰, 王海岗, 曹晓宁, 等. 2020. 糜子不同性状光周期敏感性的综合评价. 中国农业科学, 53(3): 474-485.
(Wang J J, Wang H G, Cao X N, *et al.* 2020. Comprehensive evaluation of photoperiod sensitivity based on different traits of broomcorn millet. Scientia Agricultura Sinica, 53(3): 474-485. [in Chinese])
- 苏晓华, 丁昌俊, 马常耕. 2010. 我国杨树育种的研究进展及对策. 林业科学研究, 23(1):31-37.
(Su X H, Ding C J, Ma C G. 2010. Research progress and strategies of poplar breeding in China. Forest Research, 23(1):31-37. [in Chinese])
- 贾小平, 李剑峰, 全建章, 等. 2018a. 不同光周期条件下谷子农艺性状的光周期敏感性评价. 植物遗传资源学报, 19(5): 919-924.
(Jia X P, Li J F, Quan J Z, *et al.* 2018a. Evaluation of photoperiod sensitivity of agronomic traits of Foxtail Millet varieties (*Setaria italica*) under different photoperiod conditions. Journal of Plant Genetic Resources, 19(5): 919-924. [in Chinese])
- 贾小平, 袁玺垒, 李剑峰, 等. 2018b. 不同光温条件谷子资源主要农艺性状的综合评价. 中国农业科学, 51, 2429-2441.
(JIA X P, YUAN X L, LI J F, *et al.* 2018b. Comprehensive evaluation of main agronomic traits of millet resources under different light and temperature conditions. Scientia Agricultura Sinica, 51, 2429-2441. [in Chinese])
- 陆思宇, 杨再强, 杨立, 等. 2021. 不同光周期对菊花生长发育及内源激素的影响. 华北农学报, 36(6): 106-115
(Lu S Y, Yang Z Q, Yang L, *et al.* 2021. Effects of different photoperiods on the growth and development process and endogenous hormones of chrysanthemum. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 36(6): 106-115. [in Chinese])