植物营养与肥料学报 2017, 23(5): 1345–1351
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer
doi: 10.11674/zwyf.17026
http://www.plantnutrifert.org

缺铁胁迫柑橘砧木幼苗的光合特性和叶绿体超微结构

姚宇洁，姜存仓*
（华中农业大学微量元素研究中心/农业部长江中下游耕地保育重点实验室，武汉 430070）

摘要:【**目的**】通过研究枳壳与枳橙砧木在缺铁和正常铁浓度处理下的反应，重点揭示两种柑橘砧木光合特性、叶绿体超微结构等对铁敏感性的差异。【**方法**】以柑橘的枳壳砧木和枳橙砧木实生苗为试验材料，设置缺铁 (–Fe，0 μmol/L) 和正常铁 (+Fe，37.3 μmol/L) 2 个处理进行营养液培养，测定了缺铁胁迫对两种砧木苗期铁元素含量与积累量、光合色素含量、叶片糖含量的影响，并进行了叶绿体超微结构的电镜扫描。【**结果**】缺铁胁迫显著降低了两种砧木铁元素含量与积累量、叶片光合色素含量，且枳橙砧木光合色素含量下降幅度较大。与对照相比，缺铁后枳壳砧木叶片的糖类物质含量降低，且达到显著差异水平；而枳橙砧木叶片可溶性糖、蔗糖含量显著升高，淀粉和果糖含量显著下降。另外，缺铁胁迫条件下，两种柑橘砧木片层结构模糊，嗜锇体数目增加。并且，缺铁后枳壳砧木叶绿体长度、厚度比对照分别降低了 22.1%、26.4%，枳橙砧木则分别下降了 55.1%、40.4%。【**结论**】缺铁胁迫下，枳橙砧木幼苗的铁元素含量和积累量、叶片光合色素含量、叶绿体超微结构等均比枳壳砧木受到较大影响，表明枳橙砧木比枳壳砧木对铁营养缺乏更加敏感。

关键词: 缺铁胁迫；柑橘砧木；光合特性；叶绿体超微结构

Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of citrus rootstocks under iron deficiency stress

YAO Yu-jie, JIANG Cun-cang*
(*Microelement Research Center, Huazhong Agricultural University/Key Laboratory of Arable Land Conservation of Ministry of Agriculture, Wuhan 430070, China*)

Abstract:【**Objectives**】Response of photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of different Fe sensitivity citrus rootstocks to different iron (Fe) treatments was studied.【**Methods**】A hydroponic experiment was carried out with –Fe (0 μmol/L) and +Fe (37.3 μmol/L), and citrange and trifoliate orange rootstocks were selected as research materials. The contents of Fe, photosynthetic pigment and carbohydrates and chloroplast ultrastructure of samples were analyzed.【**Results**】The results showed that Fe deficiency significantly decreased the contents and accumulation of Fe, photosynthetic pigment contents in both rootstocks, and the photosynthetic pigment content in citrange rootstock was decreased in a larger extent. The iron deficiency significantly decreased carbohydrates contents in leaves of trifoliate orange, and the contents of total soluble sugar and glucose in leaves of citrange were significantly increased under Fe-deficiency, however, the contents of fructose and starch in leaves of citrange were significantly decreased with no Fe supply. Lamellae structure in chloroplast became fuzzy, and the numbers of plastoglobulus were increased without the Fe application. Compared with the Fe-sufficiency treatment，the chloroplast length and the chloroplast thickness of trifoliate were decreased by 22.1% and 26.4%, and those of the citrange orange were decreased by 55.1% and 40.4%.【**Conclusions**】The content and accumulation of iron, the content of photosynthetic pigment and the ultrastructure of chloroplast of citrange rootstocks were more sensitive to Fe deficiency.

Key words: iron deficiency; citrus rootstock; photosynthetic characteristics; ultrastructure of chloroplast

收稿日期：2017–01–20　　**接受日期**：2017–03–28
基金项目：国家自然科学基金项目（41271320）；公益性行业（农业）科研专项（201303095）资助。
作者简介：姚宇洁（1992—），女，河北邢台人，硕士研究生，主要从事植物养分利用及机理研究。
E-mail：yaoyujie@webmail.hzau.edu.cn。* 通信作者 E-mail：jcc2000@mail.hzau.edu.cn

柑橘一般采用嫁接的方式进行繁殖，其中砧木是果树的基础，对接穗的生长、果实大小、产量、品质及抗性都有很大影响并直接决定果园的经济效益[1]。在柑橘栽培中长期以枳为主导砧木，但近年研究表明，枳砧具有后期不亲和、抗旱性差、不耐瘠薄、易感裂皮病等弱点，制约柑橘产量和品质的提升[2]；枳橙为枳与甜橙的杂种，是一种优良的拟推广砧木，具有生长较快、耐寒、抗衰退病等优点[3]。

铁是植物必需的微量元素之一，在植物体的光合作用、呼吸作用、固氮作用等生理代谢过程的电子传递或酶促反应中发挥着重要的作用[4]。铁虽不是叶绿素的成分，但它是叶绿素合成过程中某些酶或酶辅基的活化剂，影响着叶绿素的形成，从而影响植株的光合作用。叶绿体膜结构和类囊体结构是保证植物光能吸收与转换的前提，类囊体垛叠紧密，可使膜电荷保持稳定，膜成分区域化，能更有效传递光能，使光合系统处于较佳状态[5]，前人对多种营养胁迫条件下佛手、茶树和橘橙的叶绿体超微结构进行了研究，探讨了不同营养胁迫对叶绿体发育影响的差异[6–8]。然而，有关柑橘枳橙砧木和枳壳砧木缺铁胁迫下叶绿体超微结构变化差异的研究较少。因此，本研究以柑橘枳壳、枳橙砧木苗为材料，采用营养液培养试验，探讨缺铁胁迫对两种柑橘砧木苗期生长、光合色素含量及叶绿体超微结构变化等的影响，比较两种砧木对缺铁胁迫的敏感性，以期为选取适宜的柑橘砧木提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2016年5月1日开始，在华中农业大学资源与环境学院盆栽场进行，选用江西赣南苗圃基地的枳壳砧木 [*Poncirus trifoliate* (L.) Raf.]、枳橙砧木 [*C.sinensis* Osb. × *Poncirus trifoliate* Raf.] 实生苗，选取生长状况良好且长势较一致的植株，先用自来水将根系附着的泥土冲洗干净，再用一级水冲洗，然后移栽到盛有3.5 L营养液的黑色聚乙烯塑料桶中进行培养。

营养液按 Hoagland and Arnon (1950) 配方，浓度为 KNO_3 2 mmol/L、$Ca(NO_3)_2$ 1.23 mmol/L、$MgSO_4$ 0.5 mmol/L、Na_2HPO_4 0.14 mmol /L、NaH_2PO_4 0.32 mmol/L、H_3BO_3 10 μmol/L、$MnCl_2$ 4.45 μmol/L、$ZnSO_4$ 0.8 μmol/L、$CuSO_4$ 0.16 μmol/L、Na_2MoO_4 0.18 μmol/L、Fe-EDTA 37.3 μmol/L，所用试剂均为分析纯。每周更换1次营养液，第1周采用全营养液的1/2量，以后均使用全量营养液。调节pH维持在6.0左右，每天上午和下午各通气2 h，每种砧木设置缺铁 (–Fe，0 μmol/L) 和正常铁 (+Fe，37.3 μmol/L) 2个处理，每个处理3次重复。培养过程中要注意病虫害的发生，并定期记录植株生长状况。

1.2 样品采集与测定

1.2.1 植株各部位铁含量　培养3个月后收样，将植株分为根、茎、叶三部分，样品先用自来水冲洗干净，再用一级水冲洗。在105℃的烘箱中杀青30 min后再在75℃下烘干至恒重，将各部位磨碎分别放于干燥器中保存。铁含量的测定是将样品干灰化后使用0.1 mol/L的HCl溶液浸提，取滤液稀释后用原子吸收分光光度法测定[9]。

1.2.2 植株叶片色素含量与糖含量测定　用酒精比色法[10]测定叶片光合色素含量，选取各植株顶端完全展开、成熟的第3～4片叶，称取0.2 g (鲜叶，去掉中脉)，剪碎，放在50 mL比色管中，加25 mL 95%的酒精，盖上盖子，避光24 h，摇匀后比色 (比色时最好在晚上，灯光暗点，否则叶绿素容易分解)，以95%的酒精为空白，在665 nm、649 nm、470 nm波长比色，并计算叶绿素含量。

总的可溶性糖、蔗糖、果糖以及淀粉的提取为采用80%乙醇在80℃水浴条件下浸提3次，根据Garcia-Luis [11]的方法进行含量测定，以蒽酮–硫酸溶液为空白对照，分别在620 nm、480 nm、620 nm、620 nm进行比色，并计算含量。

1.2.3 叶绿体超微结构的观察　取柑橘砧木上部顶端完全展开、成熟的第3片叶叶尖到叶基的中间部位 (避开叶脉)，切成1 mm × 2 mm大小的样块15～20块，放入pH 7.2的磷酸缓冲液配置成的5%戊二醛溶液的固定液中，具体试验步骤参考Lianopoulou等的方法[12]，将取回的样品在0～4℃下固定24 h，用磷酸缓冲液洗3次，经各级酒精脱水，丙酮过渡，最后用环氧树脂Epom812包埋。包埋后的材料用LKB型超薄切片机切片，经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色后，于JEM-1010型电镜下观察、拍照，材料处理和电镜观察均在华中农业大学电镜平台完成。

1.3 数据处理与分析

用Photoshop软件测量叶绿体的长度 (纵向最远端两点之间的距离) 和厚度 (叶绿体横向中部最厚处的平均值)。

数据使用SAS 8.1 (SAS Institute，Cary，NC，

USA) 软件中 ANOVA 过程对不同处理的各指标进行差异显著性分析，并用 LSD 法作多重比较，并使用 Microsoft Excel 2010 进行图表制作。

2　结果与分析

2.1　缺铁胁迫对柑橘不同砧木幼苗生长的影响

图 1 显示，缺铁后均严重影响了柑橘不同砧木生长，首先是新生叶片出现黄化失绿症 (图 1)，表现为上部叶片脉间失绿，下部老叶仍保持绿色。随着培养时间的增加，枳橙砧木新生叶片出现严重缺铁的白化症状，而枳壳叶片失绿时间较晚且出现白化现象较轻。表明在植株生长方面，枳橙砧木比枳壳砧木受缺铁胁迫的影响更大。

2.2　缺铁胁迫对柑橘不同砧木幼苗铁含量与积累量的影响

从表 1 看出，缺铁胁迫枳橙和枳壳砧木幼苗各部位的铁含量和铁积累量均与正常供铁有显著性差异，缺铁显著降低两者各部位的铁含量和铁积累量。与加铁相比，缺铁后枳壳砧木根、茎、叶各部位铁含量分别降低了 41.3%、45.5%、39.5%，积累量分别降低了 43.3%、31.1%、25.2%；而枳橙砧木根、茎、叶各部位铁含量分别降低了 67.4%、60.8%、33.0%，积累量分别降低了 37.1%、42.4%、28.2%。结果表明，无论是枳橙幼苗还是枳壳幼苗，叶片的铁含量和铁积累量下降幅度均最大。另外，缺铁处理使枳橙砧木根、茎中铁含量降低幅度大于枳壳相应部位，说明缺铁胁迫下枳橙砧木比枳壳的铁吸收能力更弱。

2.3　缺铁胁迫对枳壳和枳橙砧木叶片光合色素含量的影响

植物叶片是光合作用的主要器官，且在光合反应中吸收光能的主要色素为叶绿素。因此，叶片中叶绿素含量的高低是反映植物叶片光合能力大小的一个重要指标。由图 2 可知，正常铁处理下，枳壳砧木的叶片光合色素含量均低于枳橙砧木，且两者的叶绿素 a 达到了显著差异；缺铁后枳壳与枳橙的叶片光合色素含量均显著降低，但两个品种间差异不明显。缺铁条件下，枳壳砧木的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、总叶绿素含量分别降低了 53.8%、45.6%、70.5%、48.3%，而枳橙砧木则分别降低了

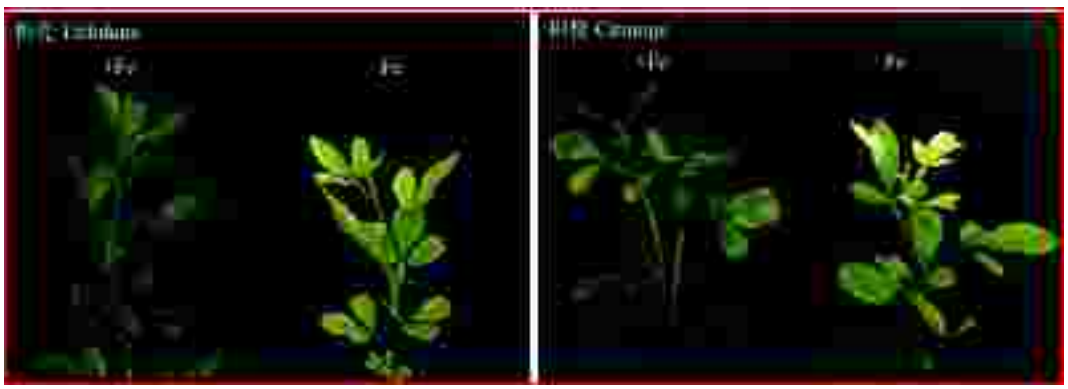

图 1　供铁和不供铁处理的柑橘砧木生长状况

Fig. 1　Growth of circus stocks under iron supply and iron deficiency

表 1　供铁和不供铁处理枳壳、枳橙砧木各部位铁含量与积累量

Table 1　Effects of the Fe treatments on the Fe contents and accumulation in different parts of trifoliate and citrange orange

砧木 Rootstock	处理 Treatment	铁含量 Fe concentration (mg/kg)			铁积累量 Fe accumulation (mg)		
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
枳壳 Trifoliate orange	–Fe	114.54 b	30.97 c	153.57 b	40.66 a	14.62 c	65.18 b
	+Fe	195.23 a	56.87 b	253.70 a	71.76 a	21.21 b	87.14 ab
枳橙 Citrange	–Fe	88.18 b	30.93 c	148.15 b	67.78 a	21.91 b	72.59 b
	+Fe	270.74 a	78.95 a	221.14 ab	107.76 a	38.04 a	101.04 a

注（Note）：同列数值后不同小写字母表示处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$) Values followed by different letters in a column indicate significant differences among treatments at $P < 0.05$ level.

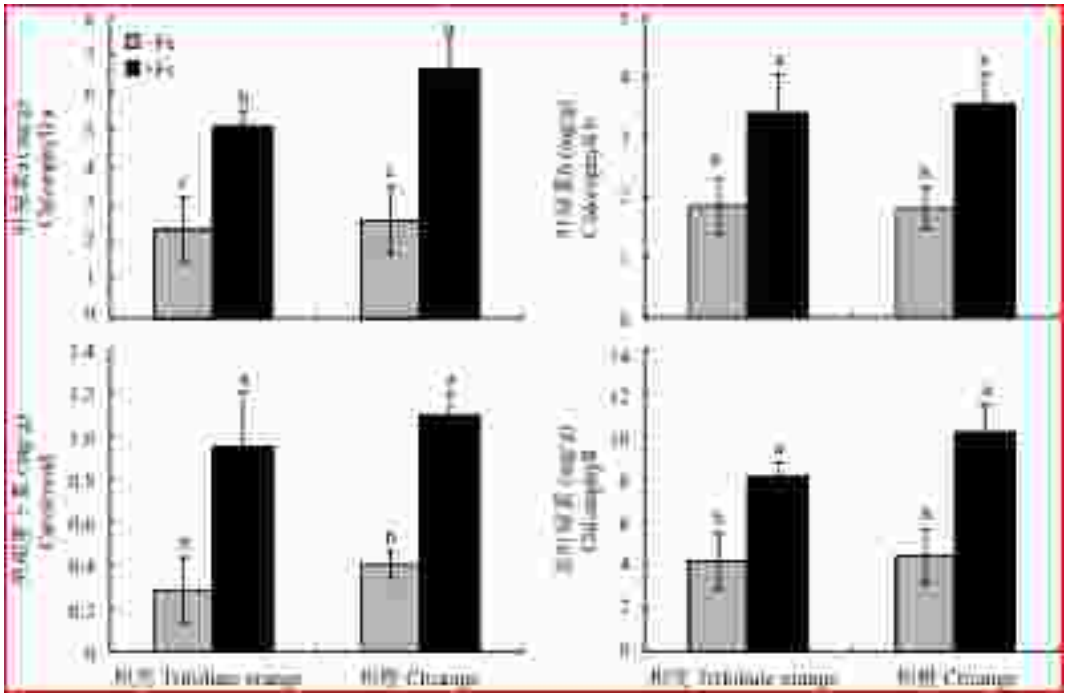

图 2 缺铁和供铁处理枳橙砧木和枳壳砧木叶片光合色素含量

Fig. 2 Photosynthetic pigment in leaves of citrange and trifoliate orange rootstock seedlings under iron supply and iron deficiency

[注（Note）：柱上不同字母表示处理间差异达显著水平 (P<0.05)

Different letters above the bars indicate significant difference among treatments at P<0.05 level.]

60.8%、49.0%、63.3%、56.7%，表明枳橙砧木光合色素含量下降幅度较大，说明缺铁胁迫对枳橙砧木的叶片光合色素的影响大于对枳壳砧木的影响。

2.4 缺铁胁迫对枳壳和枳橙砧木叶片糖类物质含量的影响

糖类在植物代谢中占有极重要的地位，它们在植物体内的分布不仅反映植物体内碳水化合物的运转情况，而且也是呼吸作用的基质和光合作用贮能的重要形式。由表 2 可看出，在缺铁胁迫下，枳壳砧木叶片的不同糖类物质含量均显著降低，可溶性糖、蔗糖、果糖与淀粉含量分别降低了 35.9%、81.9%、23.3%、37.8%；枳橙砧木叶片可溶性糖、蔗糖含量分别升高了 35.9%、69.1%，而果糖与淀粉含量在缺铁胁迫下分别下降了 42.9%、28.8%。

2.5 缺铁胁迫对枳壳和枳橙砧木叶片叶绿体超微结构的影响

叶绿素分子中不含有铁元素，但其合成过程中需要铁，主要表现在叶绿素前体亚铁原卟啉的合成需要氨基乙酰丙酮酸合成酶和顺乌头酸酶，铁是这些酶的激活剂，缺铁使酶活显著降低，反应不能正

表 2 缺铁和供铁处理枳壳砧木、枳橙砧木叶片的糖含量 (%)

Table 2 Carbohydrates contents(%) in leaves of trifoliate orange and citrange rootstocks under iron deficiency and iron supply

砧木 Rootstock	处理 Treatment	可溶性糖 Total soluble sugar	蔗糖 Glucose	果糖 Fructose	淀粉 Starch
枳壳 Trifoliate orange	–Fe	2.23 ± 0.02 d	0.27 ± 0.01 d	0.23 ± 0.01 c	1.12 ± 0.31 d
	+Fe	3.48 ± 0.34 c	1.49 ± 0.12 c	0.30 ± 0.10 b	1.80 ± 0.01 b
枳橙 Citrange	–Fe	6.32 ± 0.49 a	4.87 ± 0.52 a	0.28 ± 0.03 bc	1.51 ± 0.15 c
	+Fe	4.65 ± 0.22 b	2.88 ± 0.21 b	0.49 ± 0.02 a	2.12 ± 0.45 a

注（Note）：同列数值后不同小写字母表示处理间差异达显著水平 (P < 0.05) Values followed by different letters in a column indicate significant differences among treatments at P < 0.05 level.

常进行，植物缺铁时，类囊体解体，铁与叶绿素含量相应降低[13−14]。正常供铁条件下，叶绿体发育良好，结构完整，呈梭形，片层结构清晰，而在缺铁条件下，叶绿体发育较小，类囊体片层结构变模糊疏松，嗜锇体数目增加 (图 3)。通过对叶绿体结构的分析可发现，缺铁胁迫下，枳壳砧木叶绿体的长度由正常供铁的 5.34 μm 降为 4.16 μm，降低了 22.1%，枳橙砧木叶绿体长度由正常供铁的 6.15 μm 降为 2.76 μm，降低了 55.1%(图 4)；枳壳砧木叶绿体厚度也由正常供铁的 1.74 μm 降低到 1.28 μm，降低了 26.4%，枳橙砧木叶绿体厚度由 1.46 μm 降低到 0.87 μm，降低了 40.4%(图 4)。因此，枳橙砧木叶绿体超微结构变化较大，表明枳橙砧木对缺铁胁迫更加敏感。

3　讨论

两种柑橘砧木在缺铁处理下，枳橙砧木较枳壳砧木先出现叶片黄化现象，随缺铁胁迫时间的增加，叶片黄化程度加深，而枳橙砧木叶片缺铁表现更严重。叶绿素含量是反映作物光合能力的一个重要指标[15]，生长旺盛的新生组织中铁与叶绿素的含量在缺铁胁迫下有很好的相关性，缺铁会降低柑橘砧木叶片叶绿素含量[16]，叶绿素含量的降低[17]可能导致光合作用受到限制。周开兵等[18]通过盆栽试验研究了四种砧木对两种柑橘幼树生长的影响，发现正常培养下枳橙嫁接苗的光合色素含量高于枳壳嫁接柑橘苗。本试验中，在正常铁处理下，枳橙砧木的叶片光合色素含量都高于枳壳砧木。Martínez-Cuenca

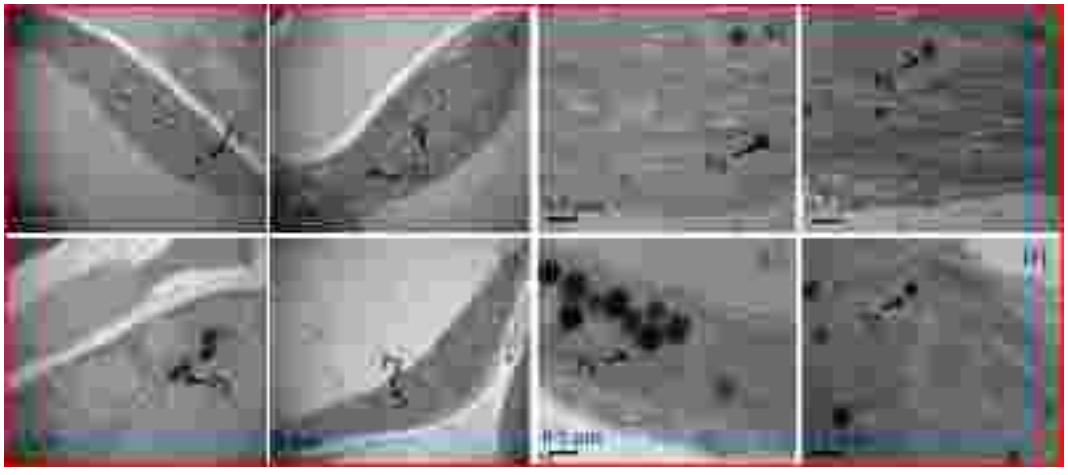

图 3　缺铁对枳壳、枳橙砧木叶片叶绿体超微结构 (左) 及类囊体片层结构 (右) 的影响

Fig. 3　Effects of the iron deficiency on chloroplast ultrastructure (left) and thylakoid lamella (right) of trifoliate orange and citrange rootstocks

[注（Note）：A—枳壳 –Fe Trifoliate orange-Fe; B—枳壳 +Fe Trifoliate orange +Fe; C—枳橙 –Fe Citrange-Fe; D—枳橙 +Fe Citrange +Fe. A1—枳壳 –Fe Trifoliate orange-Fe; B1—枳壳 +Fe Trifoliate orange +Fe; C1—枳橙 –Fe Citrange-Fe; D1—枳橙 +Fe Citrange +Fe; Pg—嗜锇体 Plastoglobulus; T1—类囊体片层 Thylakoid lamella.]

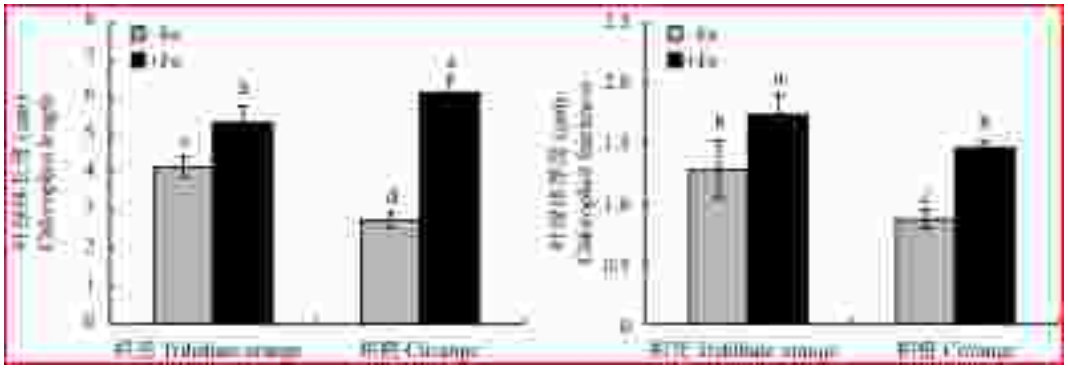

图 4　缺铁和供铁处理枳壳砧木、枳橙砧木叶绿体的长度和厚度

Fig. 4　Chloroplast length and thickness of trifoliate orange and citrange rootstocks under iron supply and iron deficiency

[注（Note）：柱上不同字母表示处理间差异达显著水平 (P<0.05)

Different letters above the bars indicate significant difference among treatments at P<0.05 level.]

等[19]研究发现缺铁胁迫会显著降低枳橙砧木的植株生长及光合作用；Pestana 等[20]研究枳橙、枳柚和南庄橙三种砧木在缺铁胁迫下，其生物量、叶绿素含量均显著降低，其中枳橙对缺铁耐受性最强。由前人对不同砧木的研究结果可看出枳壳、枳橙砧木耐铁性较强，本试验发现在缺铁胁迫下，两种柑橘砧木叶片中的色素含量均显著降低，但枳橙砧木较枳壳色素含量下降幅度更大。

矿质养分的供给水平对植物碳水化合物的代谢影响各异，大多数矿质元素在适量时，能促进糖类物质的输出并促进植株生长。Chen 等[21]研究发现缺铁胁迫会降低葡萄叶片可溶性糖、淀粉、蔗糖和果糖含量，与 Arulanantham 等[22]、王双明等[23]分别在甜菜、小白菜上的研究结果一致，均认为是缺铁抑制了植物光合作用和碳水化合物的代谢。在本试验缺铁胁迫下，枳壳砧木叶片可溶性糖、蔗糖、果糖、淀粉含量均显著降低，枳橙砧木叶片中的果糖与淀粉含量显著下降，而可溶性糖、蔗糖含量增加。淀粉是植物中最重要的储存性多糖，它的降低可能是由于光合作用受到缺铁胁迫的抑制。光合作用产物的运输形式主要是蔗糖，枳橙砧木叶片中蔗糖的增加可能是由于光合产物运输受阻，造成一定的积累，而蔗糖的利用降解减弱可能会造成果糖含量的降低。结果表明，两种柑橘砧木在不同碳水化合物合成与转运过程中有一定差异，但还需对碳水化合物代谢进行更深入的研究。

叶绿体是叶片进行光合作用的场所，叶绿体形态与结构异常直接影响其光合作用，进而影响其生长及生理指标的变化。前人在水稻[24]和拟南芥[25]研究中发现，叶绿体变小或数目减少会抑制光合速率；叶绿体结构的破坏[26]会限制光合速率。Bernal 等[27]研究发现，铁、锌胁迫对大豆叶绿体结构的影响程度较大；谢深喜等[28]研究发现，随水分胁迫强度的增加，枳壳、枳橙叶绿体逐渐发生形状变化、双层膜损坏、结构解体、基粒片层结构被破坏等现象；刘磊超等[29]研究发现，缺硼胁迫下枳橙砧木叶片细胞器变形解体，细胞形态也发生了改变，细胞内的多种细胞器消失；肖家欣等[30]研究发现，缺铁胁迫下枳壳砧木叶片细胞叶绿体及线粒体均出现明显的解体，叶绿体膜及类囊体片层模糊，质体小球明显增多，无淀粉粒。本研究通过对枳壳与枳橙两种砧木叶片的显微结构分析，发现在缺铁胁迫下两种砧木的叶绿体变小，嗜锇体数目增加，类囊体片层结构变模糊疏松。并且，枳橙砧木叶绿体结构受到抑制的程度比枳壳砧木较为严重，其叶绿体长度与厚度降低程度更大，嗜锇小体数目明显增加且已占据叶绿体内大部分空间。

4 结论

缺铁胁迫下，柑橘砧木各部位的铁含量和积累量显著降低，枳壳和枳橙柑橘砧木新生叶片均出现失绿黄化现象，且枳橙砧木叶片缺素症状更严重；与对照相比，两种砧木光合色素含量均降低，而枳橙砧木光合色素含量下降幅度较大，说明缺铁对枳橙砧木叶片光合色素的破坏程度大于枳壳砧木。缺铁后，枳壳砧木叶片可溶性糖、蔗糖、果糖与淀粉含量显著降低，枳橙砧木果糖、淀粉含量也显著减少，而可溶性糖与蔗糖在叶片中积累造成含量上升。另外，两种砧木叶绿体长度、厚度在缺铁胁迫时显著下降，叶绿体发育变小，嗜锇体数目增加，类囊体片层结构变模糊疏松，但缺铁对枳橙砧木的叶绿体超微结构的抑制程度要高于枳壳砧木。

参 考 文 献：

[1] Castle W, Tucker D, Krezdorn A, Youtsey C. Rootstocks for Florida citrus[M]. Gainesville: University of Florida, 1993: 1–22.

[2] 周开兵, 郭文武, 夏仁学, 等. 两种柑桔体细胞杂种砧木利用价值和砧穗互作生化机制的探讨[J]. 园艺学报, 2004, 31(4): 427–432.
Zhou K B, Guo W W, Xia R X, *et al*. Studies on the utilization potential of two somatic hybrid rootstocks and the biochemical mechanism of rootstock-scion interaction[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2004, 31(4): 427–432.

[3] Sheng O, Song S, Peng S, *et al*. The effects of low boron on growth, gas exchange, boron concentration and distribution of ‘Newhall’ navel orange (*Citrus sinensis*, Osb.) plants grafted on two rootstocks[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 121(3): 278–283.

[4] Hellín E, Hernández-Cortés J A, Piqueras A, *et al*. The influence of the iron content on the superoxide dismutase activity and chloroplast ultrastructure of *Citrus limon* [A]. Iron nutrition in soils and plants[M]. Springer Netherlands, 1995: 211–229.

[5] 姚允聪, 王绍辉, 孔云. 弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化[J]. 中国农业科学, 2007, 40(4): 855–863.
Yao Y C, Wang S H, Kong Y. Characteristics of photosynthesis mechanism in different peach species under low light intensity[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(4): 855–863.

[6] 郭卫东, 桑丹, 郑建树, 等. 缺氮对佛手气体交换、叶绿素荧光及叶绿体超微结构的影响[J]. 浙江大学学报 (农业与生命科学版), 2009, 35(3): 307–314.
Guo W D, Sang D, Zheng S J, *et al*. Effects of nitrogen deficiency on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure in fingered citron[J]. Journal of Zhejiang University (Agricultural & Life Sciences), 2009, 35(3): 307–314.

[7] 王跃华, 张丽霞, 孙其远. 钙过量对茶树光合特性及叶绿体超微结构的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(2): 432–438.

Wang Y H, Zhang L X, Sun Q Y. Effects of excessive calcium fertilization on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of tea tree[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(2): 432–438.

[8] 申燕, 肖家欣, 杨慧, 等. 镁胁迫对“春见”橘橙生长和矿质元素分布及叶片超微结构的影响[J]. 园艺学报, 2011, 38(5): 849–858.
Shen Y, Xiao J X, Yang H, *et al*. Effects of magnesium stress on growth, distribution of several mineral elements and leaf ultrastructure of ‘Harumi’ Tangor[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(5): 849–858.

[9] 鲍士旦. 土壤农化分析 (第三版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis (Third Edition.)[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.

[10] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 (第2版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 134–136.
Wang X K. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiment (2nd Edition.)[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 134–136.

[11] Garcia-Luis A, Oliveira M E M. Dry matter accumulation in citrus fruit is not limited by transport capacity of the pedicel[J]. Annals of Botany, 2002, 90(6): 755–764.

[12] Lianopoulou V, Bosabalidis A M, Patakas A, *et al*. Effects of chilling stress on leaf morphology, anatomy, ultrastructure, gas exchange, and essential oils in the seasonally dimorphic plant *Teucrium polium* (Lamiaceae)[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(8): 2271–2281.

[13] Schaaf G, Schikora A, Häberle J, *et al*. A putative function for the arabidopsis Fe-phytosiderophore transporter homolog at YSL2 in Fe and Zn homeostasis[J]. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(5): 762–774.

[14] Moseley J L, Allinger T, Herzog S, *et al*. Adaptation to Fe-deficiency requires remodeling of the photosynthetic apparatus[J]. Embo Journal, 2003, 21(24): 6709–6720.

[15] Oh S A, Park J H, Lee G I, *et al*. Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal, 1997, 12(3): 527–535.

[16] Pestana M, Varennes A D, Abadia J, *et al*. Differential tolerance to iron deficiency of citrus rootstocks grown in nutrient solution[J]. Scientia Horticulturae, 2005, 104: 25–36.

[17] 陆志峰, 任涛, 鲁剑巍, 等. 缺钾油菜叶片光合速率下降的主导因子及其机理[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(1): 122–131.
Lu Z F, Ren T, Lu J W, *et al*. Main factors and mechanism leading to the decrease of photosynthetic efficiency of oilseed rape exposure to potassium deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2016, 22(1): 122–131.

[18] 周开兵, 郭文武, 夏仁学, 等. 柑橘体细胞杂种砧木对脐橙幼树生长及根和叶中抗氧化酶系活性的影响[J]. 植物生理学报, 2004, 40(5): 540–544.
Zhou K B, Guo W W, Xia R X, *et al*. Effects of somatic hybrids rootstocks on the growth of young tree and the activities of anti-oxidant enzymes in leaves and roots of navel orange[J]. Plant Physiological Communications, 2004, 40(5): 540–544.

[19] Martínez-Cuenca M R, Iglesias D J, Talón M, *et al*. Metabolic responses to iron deficiency in roots of Carrizo citrange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck. × *Poncirus trifoliata* (L.) Raf][J]. Tree Physiology, 2013, 33(3): 320–329.

[20] Pestana M, Varennes A D, Abadía J, *et al*. Differential tolerance to iron deficiency of citrus rootstocks grown in nutrient solution[J]. Scientia Horticulturae, 2005, 104(1): 25–36.

[21] Chen L S, Smith B R, Cheng L. CO_2 assimilation, photosynthetic enzymes, and carbohydrates of 'concord' grape leaves in response to iron supply[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2004, 129(5): 738–744.

[22] Arulanantham A R, Rao I M, Terry N. Limiting factors in photosynthesis. VI. Regeneration of ribulose 1, 5-bisphosphate limits photosynthesis at low photochemical capacity[J]. Plant Physiology, 1990, 93(4): 1466–1475.

[23] 王双明, 陶诗顺. 缺铁胁迫与外源Vc对小白菜生理及品质的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2004, (3): 26–27.
Wang S M, Tao S S. Effects of iron-deficient stress and exogenous Vc on physiological metabolism and quality of vegetables[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2004, (3): 26–27.

[24] Li Y, Ren B, Yang X, *et al*. Chloroplast downsizing under nitrate nutrition restrained mesophyll conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) under drought conditions[J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(5): 892–900.

[25] Weise S E, Carr D J, Bourke A M, *et al*. The arc, mutants of Arabidopsis, with fewer large chloroplasts have a lower mesophyll conductance[J]. Photosynthesis Research, 2015, 124(1): 117–126.

[26] 李向东, 王晓云, 余松烈, 等. 花生叶片衰老过程中光合性能及细胞微结构变化[J]. 中国农业科学, 2002, 35(4): 384–389.
Li X D, Wang X Y, Yu S L, *et al*. The changes of photosynthetic properties and cell microstructure in peanut leaves during leaf senescence[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(4): 384–389.

[27] Bernal M, Ramiro M V, Cases R, *et al*. Excess copper effect on growth, chloroplast ultrastructure, oxygen-evolution activity and chlorophyll fluorescence in *Glycine max* cell suspensions[J]. Physiologia Plantarum, 2006, 127(2): 312–325.

[28] 谢深喜, 张秋明, 熊兴耀, 等. 水分胁迫对柑橘叶片和根系细胞超微结构的影响[J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2008, 34(2): 168–172.
Xie S X, Zhang Q M, Xiong X Y, *et al*. Effect of water stress on leaf and root cell ultra-structure of citrus[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2008, 34(2): 168–172.

[29] 刘磊超, 姜存仓, 董肖昌, 等. 硼胁迫对枳橙砧木细根根尖成熟区和幼嫩叶片细胞结构的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(24): 4957–4964.
Liu L C, Jiang C C, Dong X C, *et al*. Effects of boron deficiency on cellular structures of maturation zone from root tips and functional leaves from middle and upper plant in trifoliate orange rootstock[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(24): 4957–4964.

[30] 肖家欣, 齐笑笑, 张绍铃. 锌和铁缺乏对枳生理指标、矿物质含量及叶片超微结构的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(8): 1974–1980.
Xiao J X, Qi X X, Zhang S L. Effects of zinc and iron deficiency on physiological indices, mineral contents and leaf ultrastructure of poncirus trifoliate[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(8): 1974–1980.