

研究报告

Research Report

16 份菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)种质资源花粉形态观察和比较分析

钟启文^{1,2*} 杨世鹏^{2*} 王丽慧² 司诚² 孙祝² 李毅^{1**}

1 中国科学院西北高原生物研究所, 810001, 西宁; 2 青海大学农林科学院, 青海省蔬菜遗传与生理重点实验室, 西宁, 810016

* 同等贡献作者

** 通信作者, liyi@nwipb.cas.cn

摘要 利用扫描电镜对 16 份不同来源地的菊芋种质资源进行了花粉形态学的观察研究, 比较分析来自中国、欧洲、东南亚和北美洲的不同菊芋种质资源之间的花粉形态差异。结果表明, 菊芋花粉大部分为球形, 极个别为近球形或扁状; 表面纹饰呈刺状突起, 周围分布其花粉的萌发孔沟。聚类分析将 16 份资源分成 6 类, 大部分国外资源被聚在一起, 总体上各分类组的花粉大小及形态较为相似, 根据花粉特性能够将不同来源地的菊芋种质资源进行区分。本研究为菊芋花粉形态的分类、亲缘关系和演化提供科学依据和线索。

关键词 菊芋; 种质资源; 花粉; 形态; 多倍体

Observations and Comparative Analysis of Pollen Morphology of 16 *Helianthus tuberosus* L. Germplasm Resources

Zhong Qiwen^{1,2*} Yang Shipeng^{2*} Wang Lihui² Si Cheng² Sun Zhu² Li Yi^{1**}

1 Institute of Northwest Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001; 2 Qinghai Province Laboratory of Vegetable Genetics and Physiology, Academy of Agriculture and Forestry Science, Qinghai University, Xining, 810016

* These authors contributed equally to this work

** Corresponding author, liyi@nwipb.cas.cn

DOI: 10.13271/j.mpb.019.001709

Abstract The pollen morphology of 16 Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) germplasm resources from different sources was observed by scanning electron microscope (SEM). The differences of pollen morphology among different Jerusalem artichoke germplasm resources from China, Europe, Southeast Asia and North America were compared and analyzed. The results showed that the pollen grains of Jerusalem artichoke were mostly spherical, and very few were nearly spherical or oblate; the surface ornamentation showed spinous processes, and the germinating pores and grooves were distributed around them. Cluster analysis divided the 16 resources into 6 groups, most of the foreign resources were clustered together. The pollen size and morphology of each taxon group were similar. According to the pollen characteristics, the Jerusalem artichoke germplasm resources from different sources could be distinguished. This study provides scientific basis and clues for the classification, genetic relationship and evolution of Jerusalem artichoke pollen morphology.

Keywords Jerusalem artichoke; Germplasm resource; Pollen; Morphology; Polyploidy

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)为菊科向日葵属多倍体(2n=6x=102), 起源于北美洲, 自引入中国以来, 各地均有分布。菊芋为多年生作物, 别名洋姜、鬼子姜, 为异源六倍体(2n=6x=102), 起源于北美洲, 自引入中国以来, 各地均有分布。菊芋的研究主要集中在菊粉提取、食品加

基金项目: 本研究由国家自然科学基金资助项目(31660569; 31660588; 31760600)和青海省科技厅重点实验室项目(2020-ZJ-Y02)共同资助

引用格式: Zhong Q.W., Yang S.P., Wang L.H., Si C., Sun Z., and Li Y., 2021, Observations and comparative analysis of pollen morphology of 16 *Helianthus tuberosus* L. germplasm resources, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 19(5): 1709–1715. (钟启文, 杨世鹏, 王丽慧, 司诚, 孙祝, 李毅, 2021, 16 份菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)种质资源花粉形态观察和比较分析, 分子植物育种, 19(5): 1709–1715.)

工、饲草利用、生态治理和生物乙醇等方面(孙耀君和赵丽娜, 2017; 刘海燕等, 2019; 朱铁霞等, 2019)。然而受制于菊芋有性繁殖的复杂性等因素, 菊芋的遗传改良进度落后于大部分作物(曾军, 2011)。吕世奇等(2018)开展菊芋有性繁殖杂交研究发现, 其高度自交不亲和性导致其结实率低下。菊芋主要依赖以块茎为主的无性繁殖, 杂交亲和力低, 目前获得的杂种很少, 且获得的杂种后代仅部分可育。因此有关菊芋杂交育种、遗传改良和种质资源的利用开发等研究工作停滞不前。目前有关菊芋传粉生物学的研究仅停留在菊芋花粉雌雄蕊形态及外部形态方面(Serriys et al., 2010), 而针对花粉的关键生物学特性则尚无研究报道。

孢粉学是研究作物花粉、孢子和柱头等的形态发育的主要研究手段, 目前利用扫描电镜观察花粉超微形态已经成为研究的主要方法, 花粉具有较好的稳定性, 不仅可以用来鉴定物种起源、分化和亲缘关系, 也可以用来鉴别倍性、多倍体物种的形成及花粉育性的相关研究(周群等, 2020)。目前在种植资源鉴定、遗传多样性分析、指纹图谱构建方面仍以分子标记为主进行聚类亲缘性关系分析, 利用 SSR、SRAP 及 ISSR 等方法对菊芋种质资源开展研究(薛志忠等, 2017; 高洁铭等, 2019)。由于分子标记本身存在一定的局限性, 不同环境条件、不同标记类型及多倍体因素存在均能导致标记的不稳定性, 而植物花粉稳定且在进化上不易发生遗传变异, 利用孢粉学对不同资源进行分析, 可从形态学的角度为种质资源间的鉴定、演化及系统分类提供依据, 为分子标记提供辅助佐证。本研究对 16 个不同来源地的菊芋种质资源花粉形态进行调查研究, 为菊芋花粉形态的分类、亲缘关系和演化提供科学依据。

1 结果与分析

1.1 花朵外观形态差异

供试的 16 份菊芋种质资源中, 来自于青海本地的 3 份资源花朵形态各异, 其中 JA-1046 和 JA-1057 花朵皱缩, 呈现出花朵不能完全展开的状态, 类似的资源有来自甘肃的 JA-1102, 而来自欧美地区的花朵形态较为整齐一致。从花朵的形态来看, 所有资源的花朵均为头状花序, 花朵直径在 5~18 cm 之间, 颜色为黄色, 舌状花有 10~20 个, 舌片呈长椭圆形, 并附带管状花冠, 所有参试种质资源雄、雌蕊均发育正常, 花朵形态均为单瓣(层)类(表 1)。

1.2 菊芋花粉微形态

利用扫描电镜对 16 份菊芋种质资源花粉进行观察, 结果表明, 所有的花粉均为单粒花粉(图 1), 在 500 倍下对整体进行观察, 可以看到视野中的多数花粉形态饱满, 分布均匀, 一致性较高。大多数种质资源外观形态为球形, 极个别为近球形或扁状。表面分布刺状突起, 突起部分亮度较高, 与花粉表面视野形成鲜明对比。从赤道面观进行分析, 大部分参试种质资源花粉均为近圆形或椭圆形, JA-1046、JA-1057、JA-1098、JA-1102 和 JA-2013 存在明显的棱状突起, JA-1046、JA-1105、JA-2036、JA-3042、JA-4001 和 JA-4010 表面分布闭合缺口, 存在一定的差异性。其中, JA-2071 为三角轴形。在 10 000 倍下观察到的表面纹饰显示刺状突起周围分布其花粉的萌发孔沟。

从花粉粒大小来看, 16 份菊芋种质资源的花粉赤道长轴基本一致, 除 JA-4010 为 33.19 μm , 与最长的 JA-3047 (46.71 μm) 差异显著($P<0.05$), 此外 JA-1042、JA-1057、JA-1098 赤道长轴亦与 JA-3047 具有显著差异($P<0.05$), 这 4 份资源分别来源于青海、甘肃及吉林。对赤道短轴的测定发现 JA-1042、JA-1046、JA-1057、JA-1098、JA-1102 和 JA-4010 与 JA-2013 (37.52 μm) 形成显著差异($P<0.05$), 这几份资源亦来源于青海、甘肃及吉林。表明这些地域的菊芋花粉可能发生了环境适应性进化(表 2)。

从花粉萌发孔特点看, 供试资源 JA-1046、JA-1057、JA-1105、JA-2036、JA-3042、JA-3047、JA-4001 及 JA-4010 观察到明显的单沟, 为孔沟类型, 且沟长, 闭合, 沟的两端延伸至花粉两极, 部分资源的孔沟不明显, 或呈现内赤道处凹入或凸起(图 1)。

在 10 000 倍下观察 16 份菊芋种质资源的花粉表面纹饰(图 1), 其表面形态基本一致, 在刺状凸起的根部附着有数量不一的孔穴, 孔穴分布均匀, 根据孔穴的大小可以分为: 光滑无孔穴状纹饰、稀疏孔穴状纹饰和密集孔穴状纹饰, 其中 JA-1057、JA-1098 和 JA-1105 表面纹饰中未发现明显的孔穴。

1.3 花粉形态特征数量性状聚类分析

根据赤道长轴、赤道短轴、极面高度、极轴长/赤道轴长等数量性状, 对 16 份菊芋种质资源进行了 UPGMA 聚类分析(图 2), 聚类树形图直观的反映了不同资源在花粉形态特征上的相似性。在欧氏距离 2.45 处作等级结合线能将 16 份资源分为 6 类, 大部分国外资源被聚在一起, 其中来自丹麦的 JA-2013

表 1 16 份菊芋种质资源来源地及花朵外观形态
Table 1 Source and flower shape of 16 Jerusalem artichoke germplasm resources

资源代号 Resource code	来源 Source	花朵形态 Flower shape	资源代号 Resource code	来源 Source	花朵形态 Flower shape
JA-1042	青海 Qinghai		JA-2036	法国 France	
JA-1046	青海 Qinghai		JA-2071	泰国 Thailand	
JA-1057	青海 Qinghai		JA-3009	美国 USA	
JA-1098	甘肃 Gansu		JA-3010	美国 USA	
JA-1102	甘肃 Gansu		JA-3042	美国 USA	
JA-1105	宁夏 Ningxia		JA-3047	美国 USA	
JA-2013	丹麦 Denmark		JA-4001	北京 Beijing	
JA-2023	法国 France		JA-4010	吉林 Jilin	

和美国的 JA-3047 被分在第 2 类, 宁夏的 JA-1105 单独分为一类, 而来自青海的 JA-1046 和甘肃的 JA-1102 聚为第 4 类, JA-1042、JA-1057 和 JA-4010 聚为第 5 类, 而 JA-1098 则单独聚为第 6 类。各分类组的花粉大小及形态上较为类似, 且相近来源地的资源能够被准确分类出, 可见, 根据花粉特性能够将不同地域来源的菊芋种质资源进行区分。

2 讨论

传统的分类学受环境及其他因素的影响, 而花

粉受基因控制, 受其他因素影响较小, 具有较强的遗传稳定性。花粉在长期的进化过程中具有大量的遗传信息, 因此利用孢粉学进行品种分类及亲缘关系的分析具有理论依据(周群等, 2020)。本研究中参试的 16 份菊芋种质资源花粉在形态学上表现一致, 均为圆形或近圆形, 花粉赤道面均为椭圆形, 表面纹饰均光滑并且大部分资源具有孔穴。从微观形态学上观察菊芋种质资源间花粉形态特征也较为一致, 上述特征表明不同来源地的菊芋种质资源是一个亲缘关系较为接近的自然群体。

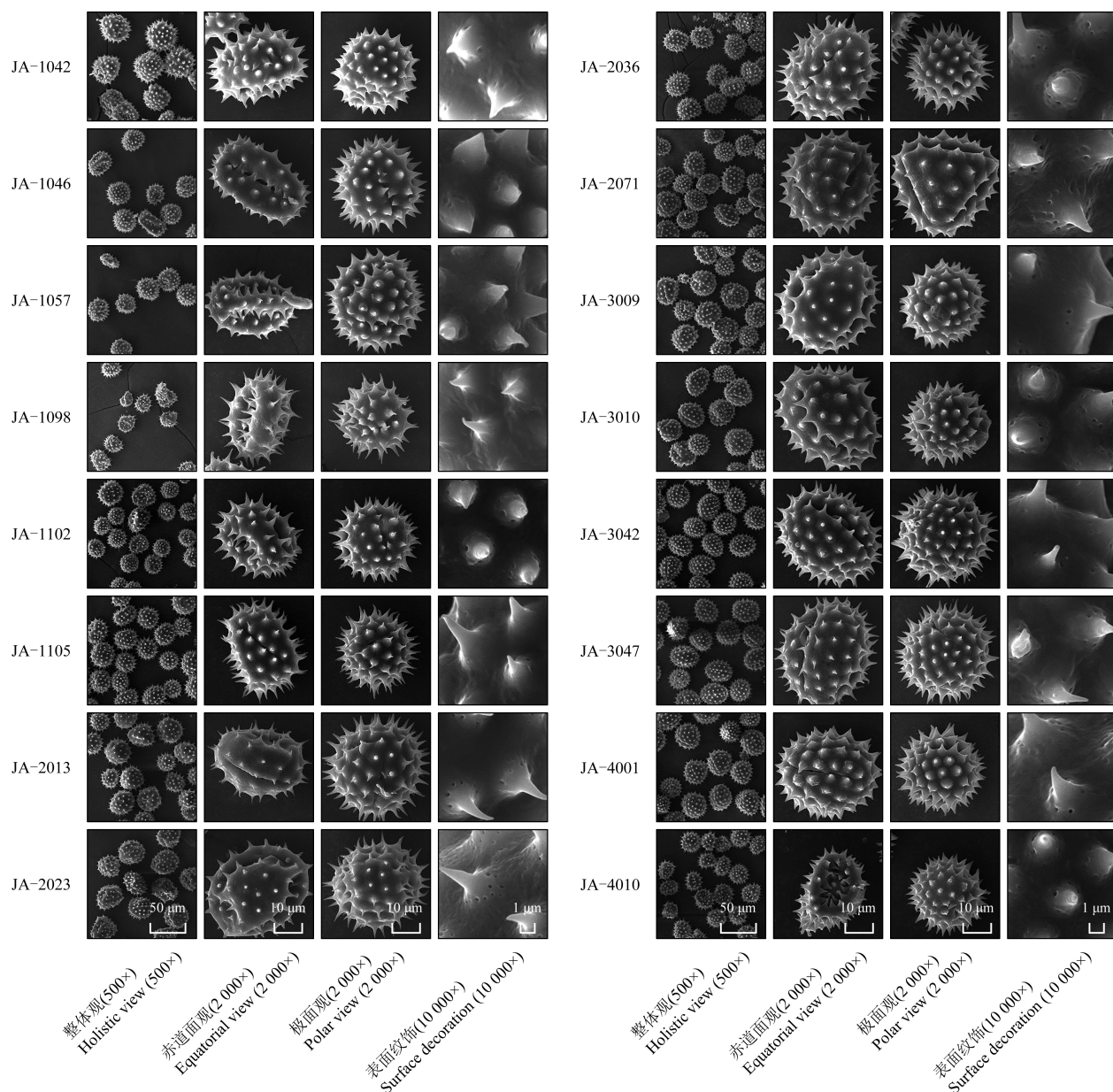


图 1 16 份菊芋种质资源花粉形态的电镜观察

Figure 1 Electron microscopic observation on pollen morphology of 16 Jerusalem artichoke germplasm resources

植物花粉在进化过程中经历从大到小的演化历程,一些原始被子植物的花粉大小在 50~99 μm 之间,本研究中电镜观察发现菊芋花粉大小皆小于 50 μm ,但部分资源存在较为明显的差异性,例如 JA-2013 和 JA-4010 在长轴、短轴及极面高度等参数上差异性最大,达到显著水平。同时菊芋种质资源间的花粉在超微结构上存在差异性,表明存在种内多样性,上述差异可以作为菊芋分类的标准之一;16 份资源中部分资源存在形态大小上的显著差异,表明菊芋的演化可能不是单一的线性关系。菊芋起源于二倍体和四倍体向日葵杂交,并经历加倍化事件(Bock et al., 2014; Kantar et al., 2018; Zhong et al., 2019)。Faure 等

(2002)发现向日葵与菊芋具有长远的杂交渊源,并在很长一段时间内利用菊芋改良向日葵性状,表明了它们之间不存在杂交障碍。通过本研究获得的菊芋与向日葵花粉电镜微观结构比较发现,菊芋的花粉与向日葵花粉最为接近,这也表明其具有相似的遗传背景,可为今后向日葵属作物的育种提供新的思路。

近年来利用花粉开展亲缘关系研究已经见诸报道,在一些作物中已经进行了属间及种间的分类研究工作,这证明了利用孢粉学进行亲缘性关系研究同样可以具有较高的适用度(乔琦等, 2020)。本研究中观察的 16 个菊芋种质资源具有相同的花粉形态特征,同时还发现在进化树上被聚为一类的资源其

表 2 16 份菊芋种质资源花粉微形态特征比较

Table 2 Comparison of pollen morphological characteristics of 16 Jerusalem artichoke resources

资源代号	长轴	短轴	极面观高度	形状
Resource code	Major axis	Minor axis	Polar view height	Shape
JA-1042	34.63±1.51 ^{cd}	23.74±0.20 ^{ef}	30.56±2.35 ^{de}	近圆形
				Nearly circular
JA-1046	41.18±5.23 ^{ab}	26.15±3.20 ^{def}	31.69±0.21 ^{cd}	近圆形
				Nearly circular
JA-1057	33.77±8.51 ^{cd}	23.46±3.83 ^f	31.86±2.89 ^{cd}	近圆形
				Nearly circular
JA-1098	33.59±1.75 ^{cd}	28.45±1.65 ^{cd}	29.85±1.47 ^e	近圆形
				Nearly circular
JA-1102	38.71±3.72 ^{bc}	28.76±1.18 ^{cd}	29.89±1.22 ^e	近圆形
				Nearly circular
JA-1105	38.94±0.88 ^{bc}	32.34±2.64 ^{abc}	35.58±1.51 ^{bc}	近圆形
				Nearly circular
JA-2013	43.37±2.47 ^{ab}	37.52±1.35 ^a	42.42±1.12 ^a	近圆形
				Nearly circular
JA-2023	42.66±2.76 ^{ab}	33.95±3.15 ^{ab}	37.99±3.36 ^{ab}	近圆形
				Nearly circular
JA-2036	42.22±2.76 ^{ab}	34.43±3.15 ^{ab}	36.49±1.37 ^{bc}	圆形
				Circular
JA-2071	42.50±2.94 ^{ab}	36.14±0.45 ^{ab}	38.66±2.29 ^{ab}	近圆形
				Nearly circular
JA-3009	44.21±0.92 ^{ab}	34.68±1.53 ^{ab}	35.17±1.25 ^{bcd}	圆形
				Circular
JA-3010	44.85±1.24 ^{ab}	36.44±1.15 ^{ab}	36.30±4.53 ^{bc}	圆形
				Circular
JA-3042	42.72±1.21 ^{ab}	32.03±2.35 ^{bc}	37.91±0.23 ^{ab}	圆形
				Circular
JA-3047	46.71±1.97 ^a	36.54±2.48 ^{ab}	40.33±1.57 ^{ab}	圆形
				Circular
JA-4001	40.65±1.04 ^{ab}	34.05±0.48 ^{ab}	36.37±3.47 ^{bc}	圆形
				Circular
JA-4010	33.19±1.07 ^{cd}	21.75±2.02 ^f	28.19±1.63 ^e	近圆形
				Nearly circular

注: 同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)

Note: Different lowercase letters in the same column represent significant differences ($P<0.05$)

来源地较为接近,例如青海、甘肃和吉林的菊芋资源花粉特征较为一致,而丹麦、法国及美国的资源具有一定的相似性,显示出一定的地域特征,菊芋自 20 世纪初引入中国以来,经过 100 多年的驯化引种,可能已经存在适应性进化,表现出花粉变小等正向进化信号,这可能与国内菊芋栽培种选育有关,较近地区的频繁引种使得这些资源可能具有共性,从而在孢粉学形态上更为接近。这些差异的存在为菊科

作物进化提供参考依据,同时可以利用基因组学、分子生物学和细胞学等进行综合分析得出更具科学性的结果。

本研究从孢粉学方面对 16 份菊芋资源进行了电镜观察并进行了聚类分析,从花粉形态上观察发现,菊芋的花粉与已公布的同属作物向日葵花粉形态相同,这与花粉形态特征与花发育、进化及基因组信息有一定程度的相关性,单从孢粉学方法分析并不足

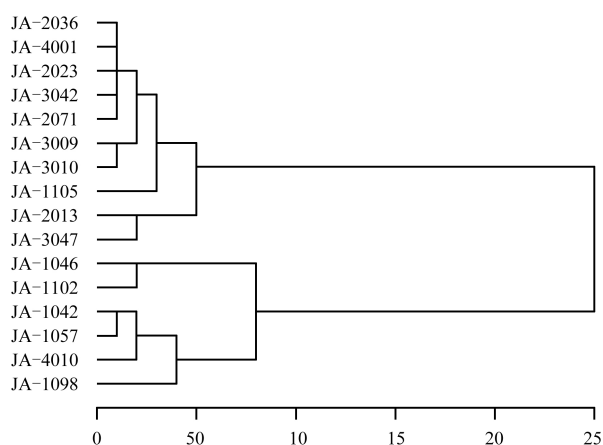


图 2 16 份菊芋种质资源的花粉形态学聚类

Figure 2 Pollen morphology clustering of 16 Jerusalem artichoke germplasm resources

以揭示菊芋杂交结实率低下的问题。若要解决该问题,则需要建立更加全面的分析系统,对所有菊芋种质资源进行调查,结合分子生物学及组学手段,对不同结实性的菊芋种质资源进行多方面的综合分析。

3 材料与方法

3.1 试材及取样

试验所用材料来自于青海大学农林科学院园艺创新基地菊芋种质资源圃,其中包括 16 份菊芋种质资源,资源收集自青海、甘肃、宁夏、北京、吉林、丹麦、法国、泰国及美国(表 1)。种植于青海大学农林科学院园艺创新基地(101°45'N, 36°43'E),待 8 月份菊芋开花时节,利用体视镜观察花粉及柱头,选取花粉饱满的花朵,待小孢子囊散发出花粉后,采集纯净的花粉,阴干后置于无菌离心管中,然后将花粉放置在硫酸纸中备用。

3.2 花粉电镜扫描观察

用镊子夹取管状花把花粉均匀散放在粘有导电双面胶的圆形金属载物台上,经 IB-5 型离子溅射仪喷金镀膜后,置于日本电子 JSM-6610LV 型扫描电镜下观察。每个品种选取 20 粒花粉供记录测量及观察纹饰类型,花粉粒个体(极面观和赤道面观)、表面刺的形状及大小,整体用 500 倍观察,单个个体放大倍数 2 000 倍,表面纹饰细节放大倍数为 10 000 倍(周群等, 2020)。选取具有代表性的花粉照片统计赤道面观、极面观和表面纹饰特点,并利用电镜标尺对花粉长轴、短轴及极面高度进行测量,花粉的描述方法主要参照孢粉学手册(Wilkinson, 1979)。试验操作于青

海大学三江源国家重点实验室完成。

作者贡献

钟启文是本研究的实验设计者和实验研究的执行人;司诚、孙祝完成数据分析;杨世鹏完成论文初稿的写作;王丽慧参与实验设计;李毅是项目的构思者及负责人,指导实验设计、数据分析和论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家自然科学基金资助项目(3166-0569; 31660588; 31760600)和青海省科技厅重点实验室项目(2020-ZJ-Y02)共同资助。

参考文献

- Bock D.G., Kane N.C., Ebert D.P., and Rieseberg L.H., 2014, Genome skimming reveals the origin of the Jerusalem artichoke tuber crop species: neither from Jerusalem nor an artichoke, *New Phytol.*, 201(3): 1021-1030.
- Faure N., Serieys H., Kaan F., and Bervillé A., 2002, Partial hybridization in crosses between cultivated sunflower and the perennial *Helianthus mollis*: effect of *in vitro* culture compared to natural crosses, *Plant Cell Rep.*, 20(10): 943-947.
- Gao J.M., Yang S.P., Sun X.M., Wang L.H., Li L., and Zhong Q. W., 2019, Identification of *Helianthus tuberosus* L. germplasm resources and construction of DNA fingerprint, *Xinan Nongye Xuebao (Southwest China Journal of Agricultural Sciences)*, 32(8): 1892-1897. (高洁铭, 杨世鹏, 孙雪梅, 王丽慧, 李莉, 钟启文, 2019, 菊芋种质资源鉴定及 DNA 指纹图谱的构建, *西南农业学报*, 32(8): 1892-1897.)
- Kantar M.B., Hüber S., Herman A., Bock D.G., Baute G., Betts K., Ott M., Brandvain Y., Wyse D., Stupar R.M., and Rieseberg L.H., 2018, Neo-domestication of an interspecific tetraploid *Helianthus annuus*×*Helianthus tuberosus* population that segregates for perennial habit, *Genes*, 9(9): 422.
- Liu H.Y., Wang Y.J., Wang X.F., and Liu P., 2019, Evaluation of feeding value of different varieties of Jerusalem artichoke straw silage feed, *Dongwu Yingyang Xuebao (Chinese Journal of Animal Nutrition)*, 31(11): 5321-5328. (刘海燕, 王彦靖, 王秀飞, 刘鹏, 2019, 不同品种菊芋秸秆黄贮饲料的饲用价值评价, *动物营养学报*, 31(11): 5321-5328.)
- Lü S.Q., Kou Y.X., Zeng J., Yang B., and Zhao C.M., 2018, Characteristics of sexual reproduction and possibility of artificial hybridization of *Helianthus tuberosus* L., *Xinan Nongye Xuebao (Southwest China Journal of Agricultural Sciences)*, 31(6): 1272-1278. (吕世奇, 寇一翻, 曾军, 杨彬, 赵长明, 2018, 菊芋有性繁殖特性与人工杂交育种研究, *西*

- 南农业学报, 31(6): 1272-1278.)
- Qiao Q., Li T., Guo X.F., Chen H.F., and Xing F.W., 2020, Characterization of pollen and stigma of *Bretschneidera sinensis* Hemsl., a tertiary relict tree, *Zhiwu Yichuan Ziyuan Xuebao* (Journal of Plant Genetic Resources), 21(4): 1044-1050. (乔琦, 李婷, 郭幸飞, 陈红锋, 邢福武, 2020, 孑遗植物伯乐树的花粉和柱头特征研究, 植物遗传资源学报, 21(4): 1044-1050.)
- Serieys H., Souyris I., Gil A., Poinso B., and Bervillé A., 2010, Diversity of Jerusalem artichoke clones (*Helianthus tuberosus* L.) from the INRA-montpellier collection, *Genet. Resour. Crop Evol.*, 57(8): 1207-1215.
- Sun Y.J., and Zhao L.N., 2017, A comparative study on extraction method of inulin from Jerusalem artichoke, *Xiandai Shipin* (Modern Food), (8): 91-93. (孙耀君, 赵丽娜, 2017, 菊芋中菊糖提取方法的比较研究, 现代食品, (8): 91-93.)
- Wilkinson H.P., 1979, The plant surface (mainly leaf), Part 1: Stomata, In: Metcalfe C.F., and Chalk L. (eds.), *Anatomy of dicotyledons*, 2nd edition, Clarendon Press, Oxford, Britain, pp. 97-165.
- Xue Z.Z., Yang Y.H., Li H.S., Zhang G.X., and Liu S.J., 2017, Genetic diversity of fifty-eight Jerusalem artichoke germplasm resources revealed by sequence related amplified polymorphism (SRAP), *Beifang Yuanyu* (Northern Horticulture), (21): 31-36. (薛志忠, 杨雅华, 李海山, 张国新, 刘淑君, 2017, 五十八份菊芋种质资源遗传多样性 SRAP 分析, 北方园艺, (21): 31-36.)
- Zeng J., 2011, Germplasm evaluation and hybridization study of *Helianthus tuberosus* L., Dissertation for Ph.D., School of Life Science, Lanzhou University, Supervisor: Liu J.Q., pp. 10-12. (曾军, 2011, 菊芋种质资源的评价与杂交可能性研究, 博士学位论文, 兰州大学生命科学学院, 导师: 刘建全, pp.10-12.)
- Zhong Q.W., Yang S.P., Sun X.M., Wang L.H., and Li Y., 2019, The complete chloroplast genome of the Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) and an adaptive evolutionary analysis of the *ycf2* gene, *PeerJ*, 7(4): e7596.
- Zhou Q., Xu S.X., and Wang Z., 2020, Study on the pollen morphology of 42 varieties of *Bougainvillea*, *Nongxue Xuebao* (Journal of Agriculture), 10(5): 48-57. (周群, 徐夙侠, 王振, 2020, 42 个三角梅品种的花粉形态比较分析, 农学学报, 10(5): 48-57.)
- Zhu T.X., Gao Y., Gao K., and Li Z.H., 2019, Organ biomass and resource allocation in response to drought stress in Jerusalem artichoke, *Shengtai Xuebao* (Acta Ecologica Sinica), 39 (21): 8021-8026. (朱铁霞, 高阳, 高凯, 李志华, 2019, 干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律, 生态学报, 39 (21): 8021-8026.)