

竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进展

刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 郭子武, 杨清平

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 竹子在生长过程中会受到各种环境胁迫, 对逆境会做出生理上的响应和适应。在长期的进化过程中, 竹子形成了相应的保护机制和生态应对策略, 其中, 生理可塑性是对环境影响反应的最直接表现。环境胁迫包括温度、水分和土壤盐碱、养分、重金属和大气污染等。从活性氧代谢、膜脂过氧化、抗氧化酶系统、渗透调节系统和光合生理等方面对竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进行了综述, 并对竹子环境胁迫的生理适应与响应机制、基于生理可塑性多因子综合评价的抗逆竹种筛选、环境胁迫对竹子分布区域和碳平衡等重点研究方向进行了展望, 旨在为环境变化特别是气候变化背景下的竹林适应性经营对策提供理论参考。参 58

关键词: 森林生态学; 竹子; 环境胁迫; 生理可塑性; 综述; 膜脂过氧化; 抗氧化系统; 光合生理

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2014)03-0473-08

Environmental stress on physiological plasticity of bamboo: a review

LIU Yufang, CHEN Shuanglin, LI Yingchun, GUO Ziwu, YANG Qingping

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: The purpose of this paper is to provide a theoretical reference for management countermeasures of bamboo adaptability considering a background of environmental change, especially climate change. During growth various environmental stresses affect bamboo which in turn responds with a physical answer and adaptation. In the long-term evolutionary process, bamboo has formed corresponding protection mechanisms and ecological adaptation strategies; however, physiological plasticity is the most direct response to environmental impacts from stress including temperature, moisture, soil salinity, nutrients, atmospheric pollution, and heavy metals. The effects of environmental stress on physiological plasticity of bamboo are reviewed from active oxygen metabolism, membrane lipid peroxidation and the antioxidant enzyme system, osmotic regulation system, and photosynthetic physiology to name a few. The key research direction of bamboo in physiological adaptability and response mechanism, sifting of stress resistance, distribution and carbon balance with environmental stress is also presented. [Ch, 58 ref.]

Key words: forest ecology; bamboo; environmental stress; physiological plasticity; review; membrane lipid peroxidation; antioxidant system; photosynthetic physiology

竹类植物是地球陆地生态系统中的重要资源, 是热带和亚热带森林的重要组成部分, 是集经济、生态和社会效益于一体的优良木本植物, 在区域社会经济发展和生态环境保护中发挥着重要的作用。竹子在整个生命活动过程中常会遇到各种环境胁迫, 对竹子的生长发育会造成不利影响, 胁迫达到一定程度

收稿日期: 2013-09-03; 修回日期: 2013-10-21

基金项目: 浙江省中国林业科学研究院省院合作项目(2012SY05); 浙江省自然科学基金资助项目(LY13C160001); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(RISF61258)

作者简介: 刘玉芳, 硕士, 从事竹林生态与培育研究。E-mail: liuyufang0302@126.com。通信作者: 陈双林, 研究员, 博士, 从事竹林生态与培育研究。E-mail: cslbamboo@126.com

甚至会引起竹子死亡^[1]。植物在长期的进化过程中,为了最大限度地利用环境资源,对所处的环境胁迫产生各种各样的可塑性反应,包括形态可塑性^[2]、生理可塑性等^[3-4],其中,生理可塑性是植物克服环境胁迫的重要途径^[5]。开展竹子生理可塑性的研究能更准确地了解环境胁迫对竹子生理生态的影响,可以为竹子可持续经营提供理论依据。关于竹子对逆境的生理响应与适应国内外开展了较多的研究,本文从活性氧代谢、膜脂过氧化、抗氧化酶系统、渗透调节系统、光合生理等方面对竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进行了综述,并对相关的重点研究方向进行了展望。

1 环境胁迫对竹子活性氧代谢的影响

在正常的植物细胞中,活性氧的产生和清除处于平衡状态。在逆境胁迫下,植物叶绿体在碳同化过程中利用二氧化碳(CO₂)的能力受到抑制,光合电子传递和呼吸电子传递等在内的多条代谢途径会在植物细胞内积累大量的活性氧类物质(ROS),当活性氧的产生量超过了其代谢保护酶系统的清除能力,细胞内活性氧产生和清除的平衡被打破,植物活性氧代谢失衡^[6-7]。环境胁迫对竹子活性氧代谢会产生明显的影响。四季竹 *Oligostachyum lubricum* 在臭氧(O₃)^[8]或者盐分胁迫^[9]、毛竹 *Phyllostachys edulis* 在水分胁迫^[10]、菲黄竹 *Sasa auricoma* 和菲白竹 *Sasa fortunei* 在重金属胁迫^[11]等的影响下都会诱导竹子细胞内活性氧产生,胁迫初期过量的活性氧产生会激活体内的抗氧化酶活性,使活性氧含量降低,但随着胁迫时间的延长,活性氧会大量积累。当然,不同的环境胁迫对竹子活性氧代谢的影响存在一定的差异,也存在着交互作用,如高浓度二氧化碳胁迫初期,四季竹叶片超氧阴离子含量显著上升,随着处理时间的延长,又显著下降;高浓度臭氧整个处理期间,四季竹叶片超氧阴离子含量显著升高;而在高浓度臭氧和二氧化碳复合作用下,初期四季竹叶片超氧阴离子含量无显著变化,随着处理时间的延长,则显著下降,说明高浓度二氧化碳一定程度上能缓解高浓度臭氧对四季竹造成的氧化损伤^[8]。环境胁迫对竹子活性氧代谢的影响也存在着种间差异,如大气臭氧浓度倍增1倍时,美丽箬竹 *Indocalamus decorus* 和黄条金刚竹 *Pleioblastus kongosensis* 叶片氧自由基含量仅略有升高,而白箬竹 *Sasa glabra* f. *albostrigata* 显著升高^[12],这也体现出了耐受臭氧胁迫能力的种间差异。

2 环境胁迫对竹子膜脂过氧化的影响

环境胁迫会损伤植物细胞膜系统,引起膜脂过氧化反应^[13]。许多研究表明,在环境胁迫条件下竹子会发生明显的膜脂过氧化现象。毛竹和平安竹 *Pseudosasa japonica* ‘*Itsutsumiana*’ 的干旱胁迫下^[10,14],四季竹和观音竹 *Bambusa multiplex* var. *riviereorum* 的盐分胁迫下^[9,15],菲黄竹的重金属胁迫下^[11],毛竹和四季竹的臭氧胁迫下^[16-17],随着胁迫的增强,竹子质膜透性增大,严重损伤生物膜的膜脂过氧化最终产物丙二醛(MDA)含量增加,并且随胁迫时间的延长增加越多,膜脂化程度加剧,膜结构破坏。也有研究表明:麻竹 *Dendrocalamus latiflorus* 在干旱胁迫下^[18],毛竹在低温胁迫下^[19]和雷竹 *Phyllostachys violascens* 在盐分胁迫下^[9,20],随着胁迫时间的延长,丙二醛含量呈先升高后下降趋势,并逐渐趋于稳定;菲白竹在重金属胁迫下,丙二醛含量一直呈下降趋势^[11]。从竹子对环境胁迫的细胞膜脂过氧化反应分析表明,不同竹种对不同类型胁迫的耐受能力存在一定的差异。

3 环境胁迫对竹子抗氧化酶系统的影响

环境胁迫会诱导植物抗氧化酶系统发挥保护作用。随着胁迫程度的增强和胁迫时间的延长,菲白竹等在干旱胁迫^[14,21]、四季竹在臭氧胁迫^[12,16]、菲白竹在重金属胁迫^[11]、观音竹在盐分胁迫^[15]、毛竹在低温胁迫^[19]等的影响下,竹子的超氧化物歧化酶(SOD)的活性基本呈先升高后下降的趋势。但四季竹在盐分胁迫下超氧化物歧化酶活性呈先下降后升高趋势^[9],毛竹在臭氧胁迫下呈下降趋势^[16],菲黄竹在重金属胁迫下总体呈“N”型变化趋势^[11]。说明在环境胁迫条件下,竹子体内活性氧代谢加强,作为植物体内抗氧化系统的第一道防线超氧化物歧化酶起到关键作用,活性被诱导激活,催化负氧离子发生歧化反应生成氧气和过氧化氢,对抗或阻断氧自由基对细胞造成的损害,及时修复受损细胞。过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)可进一步催化清除过氧化氢产生水。随着胁迫程度的增强和胁迫时间的延长,菲黄竹在重金属胁迫^[11]、毛竹在低温胁迫^[19]的影响下,竹子过氧化物酶活性呈“N”型变化趋势;

观音竹在盐分胁迫^[15]、菲白竹在重金属胁迫^[11]影响下，竹子过氧化物酶活性呈先升高后下降趋势；在大气臭氧浓度倍增条件下，毛竹、四季竹、黄条金刚竹和白编椎谷箬竹过氧化物酶活性呈升高趋势，而美丽箬竹相反^[12,16]；四季竹在盐分胁迫的影响下，过氧化物酶活性呈先下降后上升趋势^[9]，而观音竹相反^[15]，毛竹则呈倒“N”型变化趋势^[22]。竹子过氧化氢酶活性随着胁迫程度的增强和胁迫时间的延长，菲白竹等在干旱胁迫^[21]、长叶苦竹 *Pleioblastus china f. hisauchii* 等在淹水胁迫^[23]、菲白竹在重金属胁迫^[11]和观音竹在盐分胁迫^[15]的影响下，竹子过氧化氢酶活性随着胁迫程度的增强和胁迫时间的延长，均呈先升高后下降趋势，而慈竹 *Neosinocalamus affinis* 和大叶慈竹 *Dendrocalamus farinosus* 在低温胁迫^[24]的影响下相反，菲黄竹在重金属胁迫的影响下呈“N”型变化趋势^[11]。大量研究表明竹子主要通过超氧化物歧化作用、过氧化物酶和过氧化氢酶等途径使活性氧簇(ROS)产生与清除保持平衡。而且不同竹种在不同的环境胁迫条件下抗氧化酶系统清除 ROS 的能力存在一定的差异，也体现出竹子耐受逆境胁迫的能力存在种间差异。

4 环境胁迫对竹子渗透调节系统的影响

脯氨酸(Pro)和可溶性糖是植物重要的渗透调节物质，在环境胁迫下，对竹子代谢起到重要的调节作用。麻竹、黄条金刚竹、菲白竹、铺地竹、菲黄竹干旱胁迫^[18,21]和四季竹臭氧胁迫^[8]下，脯氨酸和可溶性糖含量变化趋势基本一致，随着胁迫程度的增强和胁迫时间的延长，呈先升高后降低趋势，而绿竹 *Bambusa oldhami* 盐分胁迫^[25]下脯氨酸则呈持续上升趋势。可溶性蛋白作为渗透调节物质、能量物质和信息传递物质在竹子抵御逆境的过程中起到较大的作用。观音竹盐分胁迫^[15]、麻竹干旱胁迫^[18]、四季竹臭氧胁迫^[8]和毛竹低温胁迫^[19,26]下可溶性蛋白含量随胁迫程度的加剧呈下降趋势。大气臭氧浓度倍增，黄条金刚竹和毛竹体内可溶性蛋白含量呈升高趋势^[12,16]，而美丽箬竹、白编椎谷箬竹和四季竹呈下降趋势^[27]。而且可溶性蛋白含量与竹子的抗寒性密切相关^[26]，总体而言，抗寒性强的竹种含量高，抗寒性弱的竹种含量低。说明从脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量也能一定程度上反映出竹子耐受环境胁迫能力的种间差异。

植物细胞在受到环境刺激后胞内钙离子(Ca^{2+})浓度升高，与胞外形成钙离子浓度梯度，产生钙信号，盐分、干旱、缺氧和低温等胁迫均可引起钙离子浓度增加，钙信号通过钙通道传递到钙受体，调节植物体内一系列的变化^[28-29]。毛竹在干旱胁迫条件下，钙信号系统主要通过调节保护酶、脯氨酸和可溶性蛋白等来提高毛竹对干旱的适应性，钙离子能促进植物脯氨酸积累，抑制可溶性蛋白含量下降等^[30]。四季竹叶片^[31]和雷竹根系^[32]钙离子含量随盐分胁迫浓度的提高呈先显著升高后显著下降的趋势。钙离子能显著抑制盐胁迫下翠竹 *Arundinaria pygmaea var. disticha* 体内丙二醛积累，提高并保持一定水平的过氧化物歧化酶和过氧化物酶活性，减轻膜脂过氧化程度，对盐害起到缓解作用^[33-34]。以上研究结果均体现出钙离子对竹子环境胁迫下的重要抗逆作用。

5 环境胁迫对竹子光合生理的影响

大量研究表明：环境胁迫对竹子的光合生理会产生明显的影响。酸雨胁迫下，髯毛箬竹 *Indocalamus barbatus* 光合“午休”现象加重，净光合速率(P_n)降低的非气孔因素贡献提高^[35-36]。夏季高温强光引起人面竹 *Phyllostachys aurea* 出现光合“午休”的主要原因^[37]，强光、高温、低湿会导致雷竹叶片光合“午睡”^[38-40]。麻竹轻度水分亏缺下^[18]和毛竹低空气湿度^[41]条件下，气孔导度(G_s)下降是净光合速率降低的主要原因。麻竹在严重水分亏缺条件下，非气孔因素是净光合速率下降的决定因素^[18]。温度升高会使毛竹净光合速率降低^[42-43]。低温条件下，毛竹不仅酶反应速度慢，而且光合膜系统的功能和结构也会发生不利于光合作用的变化^[44]。盐分胁迫下，绿竹光呼吸速率和暗呼吸速率随胁迫程度的增强总体上呈下降趋势^[45]等。当然这并不意味着环境胁迫对竹子的光合生理都产生负效应。短期的高二氧化碳浓度对缺苞箭竹 *Fargesia denudata*^[46]，厚壁毛竹 *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’^[47]和毛竹^[48]的光合作用具有明显的促进作用，主要表现在净光合速率、水分利用效率(E_{wu})升高，气孔导度、蒸腾速率(T_r)和暗呼吸速率下降^[49]。但长期的高二氧化碳浓度产生的“温室效应”会使大气相对湿度降低，竹子叶面温度升高、气孔灵敏度降低和活化的 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)数量减少，净光合速率和水分利

用效率减弱,抑制竹子的光合作用^[50-51]。而且,二氧化碳浓度和温度升高对竹子的光合生理会产生交互作用,短期二氧化碳浓度升高的正效应一定程度上可抵消温度升高的负效应^[52-53]。上述众多研究表明:在环境胁迫条件下,竹子光合生理总体上会受到严重伤害,不同竹种间也会表现出一定的差异性,而且环境胁迫对竹子光合生理的影响与胁迫类型和胁迫程度密切相关,与环境胁迫直接作用于竹子叶绿体,使细胞色素系统遭到破坏,叶绿素酶活性提高,叶绿素合成受阻和分解,叶绿素含量降低等有关^[54-58]。

6 展望

6.1 竹子环境胁迫的生理适应与响应机制

虽然目前已开展了较多的多类型环境胁迫对竹子生理的影响研究,但存在着一些相互矛盾的结论,如一些抗氧化酶活性和渗透调节物质含量等在不同竹种或同一竹种不同环境胁迫条件下变化规律并不一致,甚至呈相反的变化规律,说明竹子应对环境胁迫的生理适应与响应机制极为复杂,需要深入地开展多类型竹种在干旱、水涝、低温、高温、臭氧、二氧化碳、盐渍和酸雨等当前易于发生的单一胁迫和多重胁迫条件下的生理可塑性系统研究,而且在研究中应很好地结合分子生物学,探索竹子抗逆基因的克隆与表达途径,摸清竹子的主要抗性生理机制。

6.2 基于生理可塑性多因子综合评价的抗逆竹种筛选

许多研究表明:竹子耐受环境胁迫的能力存在种间差异,这就给抗逆竹种的筛选提供了基础,这在全球气候变化背景下实现竹林可持续经营利用上显得尤为重要。鉴于不同竹种或同一竹种在不同环境胁迫条件下的生理可塑性反应存在差异,为此,需通过大量的相关性试验研究,找出能包含多类型环境胁迫条件下的竹子生理可塑性主要敏感指标,构建出抗逆竹种筛选的多因子综合评价体系。

6.3 环境胁迫对竹子分布区域和碳平衡的影响

在环境胁迫越趋频繁的背景下,尤其是大区域气象灾害发生,会对竹子的更新生长产生极大的影响,也可能对竹子的潜在分布区域产生影响。目前,这方面研究极为薄弱,需开展现实胁迫环境和人工模拟环境胁迫条件相结合的竹子生长发育、生态适应性等研究,特别是温度升高、干旱等气候条件下的相关研究,从大尺度范围分析竹子迁移扩张或区域消亡的可能性。中国竹子资源丰富,而且竹子更新生长快,碳同化能力强,在吸收大气二氧化碳上起到重要的作用,但环境胁迫会直接影响到竹子的光合作用,这就给区域环境的碳平衡造成了不确定性,为此,需着重开展长期环境胁迫条件下中国重要竹种的光合效率、碳平衡等变化规律研究。

参考文献:

- [1] SMIRNOFF N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation [J]. *New Phytol*, 1993, **125** (1): 27 - 58.
- [2] CAMPBELL B D, GRIME J P, MACKEY J M L. A trade-off between scale and precision in resource foraging [J]. *Oecologia*, 1991, **87**(4): 532 - 538.
- [3] FRANSEN B, de KROON H. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species [J]. *Ecology*, 2001, **82**(9): 2534 - 2546.
- [4] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应 [J]. *应用生态学报*, 2004, **15**(6): 1063 - 1068. WANG Qingcheng, CHENG Yunhuan. Response of fine roots to soil nutrient spatial heterogeneity [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15**(6): 1063 - 1068.
- [5] DUAN Baoli, LÜ Yanwei, YIN Chunying, et al. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light [J]. *Chin J Appl & Environ Biol*, 2005, **11**(2): 238 - 245.
- [6] 张爱琴, 庞秋颖, 阎秀峰. 碱蓬属植物耐盐机理研究进展 [J]. *生态学报*, 2013, **33**(12): 3575 - 3583. ZHANG Ai-qin, PANG Qiuying, YAN Xiufeng. Advances in salt-tolerance mechanisms of *Suaeda* plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33**(12): 3575 - 3583.
- [7] 蒋明义, 郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用 [J]. *植物生理学通讯*, 1996, **32** (2): 144 - 150. JIANG Mingyi, GUO Shaochuan. Oxidative stress and antioxidation induced by water deficiency in plants [J].

- Plant Physiol Commun*, 1996, **32**(2): 144 – 150.
- [8] 庄明浩, 陈双林, 李迎春, 等. 高浓度 CO₂ 和 O₃ 对四季竹叶片膜脂过氧化及抗氧化系统的影响[J]. 生态学杂志, 2012, **31**(9): 2184 – 2190.
ZHUANG Minghao, CHEN Shuanglin, LI Yingchun, *et al.* Effects of elevated O₃ and CO₂ concentrations on the membrane lipid peroxidation and antioxidant system of *Oligostachyum lubricum* leaves [J]. *Chin J Ecol*, 2012, **31**(9): 2184 – 2190.
- [9] 顾大彤, 陈双林. 四季竹对不同浓度 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(6): 1209 – 1215.
GU Daxing, CHEN Shuanglin. Physiological response of *Oligostachyum lubricum* to different NaCl stress[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2011, **31**(6): 1209 – 1215.
- [10] 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 干旱胁迫对毛竹幼苗生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2011, **30**(2): 262 – 266.
YING Yeqing, GUO Jing, WEI Jianfen, *et al.* Effects of drought stress on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30**(2): 262 – 266.
- [11] 王兵, 曹帮华, 蔡春菊. 重金属胁迫对 2 种地被竹抗氧化酶与脂质过氧化的影响[J]. 世界竹藤通讯, 2010, **8**(4): 15 – 19.
WANG Bing, CAO Banghua, CAI Chunju. Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in two dwarf bamboos (*Sasa auricoma* and *Arundinaria fortunei*) [J]. *World Bamb Rattan*, 2010, **8**(4): 15 – 19.
- [12] 庄明浩, 李迎春, 李应, 等. 3 种地被类观赏竹对大气臭氧浓度倍增的生理响应[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(10): 2014 – 2020.
ZHUANG Minghao, LI Yingchun, LI Ying, *et al.* Physiological responses of three dwarf ornamental bamboos to the elevated atmospheric ozone concentration [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2011, **31**(10): 2014 – 2020.
- [13] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯, 1991, **27**(2): 84 – 90.
CHEN Shaoyu. Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell [J]. *Plant Physiol Commun*, 1991, **27**(2): 84 – 90.
- [14] 林树燕, 丁雨龙. 平安竹抗旱生理指标的测定[J]. 林业科技开发, 2006, **20**(1): 40 – 41.
LIN Shuyan, DING Yulong. The physiological responds to drought stress of *Pseudosasa japonica* [J]. *China For Sci Technol*, 2006, **20**(1): 40 – 41.
- [15] 吴幼容, 郑郁善. 观音竹对盐胁迫的生长及生理生化响应[J]. 福建林学院学报, 2012, **32**(1): 23 – 27.
WU Yourong, ZHENG Yushan. Growth, physiological, and biochemical responses of *Bambusa multiplex* to salt stress [J]. *J Fujian Coll For*, 2012, **32**(1): 23 – 27.
- [16] 庄明浩, 李迎春, 陈双林. 毛竹和四季竹对臭氧胁迫的耐受力差异[J]. 生态学杂志, 2011, **30**(10): 2191 – 2196.
ZHUANG Minghao, LI Yingchun, CHEN Shuanglin. Differences in O₃ stress tolerance between *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum* [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30**(10): 2191 – 2196.
- [17] YAN Kun, CHEN Wei, HE Xingyuan, *et al.* Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O₃ [J]. *Environ Exp Bot*, 2010, **69**(2): 198 – 204.
- [18] 李在军, 蔡孔瑜, 陈桂芳, 等. 干旱胁迫和复水对麻竹渗透调节物质及细胞膜透性的影响[J]. 四川林业科技, 2010, **31**(3): 55 – 59.
LI Zaijun, CAI Kongyu, CHEN Guifang, *et al.* Effect of continuous drought stress and rewatering on osmo-regulation substances and cell membrane permeability in leaves of *Dendrocalamus latiflorus* [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2010, **31**(3): 55 – 59.
- [19] 应叶青, 魏建芬, 解楠楠, 等. 自然低温胁迫对毛竹生理生化特性的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2011, **35**(3): 133 – 136.
YING Yeqing, WEI Jianfen, XIE Nannan, *et al.* Effects of natural low temperature stress on physiological and biochemical properties of *Phyllostachys edulis* [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2011, **35**(3): 133 – 136.
- [20] 何奇江, 李楠, 王波, 等. 盐胁迫对雷竹生理生化特性的影响[J]. 浙江林业科技, 2011, **31**(1): 44 – 48.
HE Qijiang, LI Nan, WANG Bo, *et al.* Effect of NaCl treatment on physiochemical properties of *Phyllostachys praecox* [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2011, **31**(1): 44 – 48.
- [21] 赵兰, 邢新婷, 江泽慧, 等. 4 种地被观赏竹的抗旱性研究[J]. 林业科学研究, 2010, **23**(2): 221 – 226.
ZHAO Lan, XING Xinting, JIANG Zehui, *et al.* Study on the drought Resistance of four dwarf ornamental bamboos

- [J]. *For Res*, 2010, **23**(2): 221 – 226.
- [22] 黄业伟, 吴妙丹, 杨丽, 等. 毛竹实生苗对不同浓度 NaCl 溶液的生理响应[J]. 西北林学院学报, 2010, **25**(1): 35 – 38.
HUANG Weiye, WU Miaodan, YANG Li, *et al.* Physiological responses of *Phyllostachys pubescens* seedlings to different NaCl concentration [J]. *J Northwest For Univ*, 2010, **25**(1): 35 – 38.
- [23] 张艳华, 刘国华, 王福升. 淹水胁迫下 5 种竹子生理生化指标的变化[J]. 林业科技开发, 2009, **23**(5): 71 – 74.
ZHANG Yanhua, LIU Guohua, WANG Fusheng. Variation of inner physiological and biochemical characteristics of five bamboos under flooding stress [J]. *China For Sci Technol*, 2009, **23**(5): 71 – 74.
- [24] 易守理, 雷霆, 高素萍. 低温胁迫对 2 种丛生竹抗氧化剂活性影响的研究[J]. 北方园艺, 2010(19): 153 – 156.
YI Shouli, LEI Ting, GAO Suping. Change of SOD, CAT, POD activity in two sympodial bamboos under low temperature stress [J]. *Northern Hortic*, 2010(19): 153 – 156.
- [25] 郑郁善, 郑容妹, 姚庆端. 盐分胁迫对沿海沙地绿竹生理生化的效应[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2003, **32**(4): 478 – 481.
ZHENG Yushan, ZHENG Rongmei, YAO Qingduan. Effects of salt stress on physiology and biochemistry in the leaves of *Dendrocalamus oldhami* on the coast [J]. *J Fujian Agric For Univ Nat Sci Ed*, 2003, **32**(4): 478 – 481.
- [26] 徐传保, 戴庆敏. 低温胁迫对竹子 3 种渗透调节物质的影响[J]. 河南农业科学, 2011, **40**(1): 127 – 130.
XU Chuanbao, DAI Qingmin. Changes of three osmotic regulatory metabolites contents in leaves of bamboo under low temperature stress [J]. *J Henan Agric Sci*, 2011, **40**(1): 127 – 130.
- [27] 庄明浩, 李迎春, 郭子武, 等. 美丽箬竹对模拟大气 O₃ 浓度倍增胁迫的生理响应[J]. 植物资源与环境学报, 2012, **21**(2): 68 – 72.
ZHUANG Minghao, LI Yingchun, GUO Ziwu, *et al.* Physiological response of *Indocalamus decorus* to simulated atmospheric ozone stress with multiply-increasing concentrations [J]. *J Plant Resour Environ*, 2012, **21**(2): 68 – 72.
- [28] 张亚军, 王丽学, 陈超, 等. 植物对逆境的响应机制研究进展[J]. 江西农业学报, 2011, **23**(9): 60 – 65.
ZHANG Yajun, WANG Lixue, CHEN Chao, *et al.* Research progress in response mechanism of plants to adversity stress [J]. *Acta Agric Jiangxi*, 2011, **23**(9): 60 – 65.
- [29] 张俊环, 张国强, 刘悦萍, 等. 温度逆境交叉适应过程中葡萄幼苗质膜 Ca²⁺-ATPase 的细胞化学定位与活性变化[J]. 中国农业科学, 2006, **39**(8): 1617 – 1625.
ZHANG Junhuan, ZHANG Guoqiang, LIU Yueping, *et al.* Cytochemical localization and changes in activity of plasma membrane Ca²⁺-ATPase in young grape (*Vitis vinifera* L. ‘Jingxiu’) plants during cross adaptation to temperature stresses [J]. *Sci Agric Sin*, 2006, **39**(8): 1617 – 1625.
- [30] 姜琴, 应叶青, 解楠楠, 等. Ca²⁺/CaM 信使对毛竹抗旱生理的影响[J]. 江西农业大学学报, 2012, **34**(4): 743 – 748.
JIANG Qin, YING Yeqing, XIE Nannan, *et al.* Effect of Ca²⁺/CaM messenger on drought resistance of *Phyllostachys edulis* [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2012, **34**(4): 743 – 748.
- [31] 顾大彤, 陈双林, 顾李俭, 等. 盐胁迫对四季竹细胞膜透性和矿质离子吸收、运输和分配的影响[J]. 生态学报, 2011, **30**(7): 1417 – 1422.
GU Daxing, CHEN Shuanglin, GU Lijian, *et al.* Impacts of NaCl stress on *Oligostachyum lubricum* cell membrane permeability and mineralion uptake, transportation, and allocation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **30**(7): 1417 – 1422.
- [32] 何奇江. 盐胁迫下雷竹的离子响应及生理生态变化[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011.
HE Qijiang. *The Ionic Response and Physiological Ecological Changes of Ph. praecox Under Salt Stress* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2011.
- [33] 万贤崇, 宋永俊. 盐胁迫及其钙调节对竹子根系活力和丙二醛含量的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 1995, **19**(3): 16 – 20.
WAN Xianchong, SONG Yongjun. Effects of salt stress and Ca²⁺ regulation on bamboo root viability and MDA content [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 1995, **19**(3): 16 – 20.
- [34] 何开跃, 郭春梅. 盐胁迫对 3 种竹子体内 SOD, POD 活性的影响[J]. 江苏林业科技, 1995, **22**(4): 11 – 14.
HE Kaiyue, GUO Chunmei. Effects of salt stress on SOD and POD activities in three bamboos [J]. *J Jiangsu For Sci*

- Technol*, 1995, **22**(4): 11 – 14.
- [35] 谢寅峰, 杨万红, 陆美蓉, 等. 模拟酸雨胁迫下硅对髯毛箬竹光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, **19**(6): 1179 – 1184.
XIE Yinfeng, YANG Wanhong, LU Meirong, *et al.* Effects of silicon on photosynthetic characteristics of *Indocalamils barbatus* under simulated acid rain stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2008, **19**(6): 1179 – 1184.
- [36] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, **33**: 317 – 345.
- [37] 严彦, 秦金舟, 苏文会, 等. 设施内外人面竹夏季光合作用日变化及影响因子研究[J]. 安徽农业大学学报, 2013, **40**(3): 378 – 382.
YAN Yan, QIN Jinzhou, SU Wenhui, *et al.* Diurnal variation of photosynthesis of *Phyllostachys aurea* grown inside and outside greenhouse and its influential factors in summer [J]. *J Anhui Agric Univ*, 2013, **40**(3): 378 – 382.
- [38] 郑炳松, 金爱武, 程晓建, 等. 雷竹光合特性的研究[J]. 福建林学院学报, 2001, **21**(4): 359 – 362.
ZHENG Bingsong, JIN Aiwu, CHENG Xiaojian, *et al.* Study on the photosynthetic characteristics of *Phyllostachys violascens* leaves [J]. *J Fujian Coll For*, 2001, **21**(4): 359 – 362.
- [39] 金爱武, 郑炳松, 陶金星, 等. 雷竹光合速率日变化及其影响因子[J]. 浙江林学院学报, 2000, **17**(3): 271 – 275.
JIN Aiwu, ZHENG Bingsong, TAO Jinxing, *et al.* Diurnal change of photosynthetic speed and its influential factors on Lei bamboo [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2000, **17**(3): 271 – 275.
- [40] 顾大彤, 陈双林, 郑炜曼, 等. 竹子生态适应性研究综述[J]. 竹子研究汇刊, 2010, **29**(1): 17 – 23.
GU Daxing, CHEN Shuanglin, ZHENG Weiman, *et al.* Review of the ecological adaptability of bamboo [J]. *J Bamb Res*, 2010, **29**(1): 17 – 23.
- [41] 杨艳珊, 朱勇, 杨金波. 干旱胁迫下竹子光合作用研究进展[J]. 安徽农业科学, 2011, **39**(19): 11572 – 11573.
YANG Yanshan, ZHU Yong, YANG Jinbo. Review on the research advances of the Bambusoideae photosynthesis in adaptation to water stress [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2011, **39**(19): 11572 – 11573.
- [42] 林琼影, 陈建新, 杨淑贞, 等. 毛竹气体交换特征[J]. 浙江林学院学报, 2008, **25**(4): 522 – 526.
LIN Qiongying, CHEN Jianxin, YANG Shuzhen, *et al.* Gas exchange with *Phyllostachys pubescens* on Mount Tianmu, Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2008, **25**(4): 522 – 526.
- [43] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀, 等. 毛竹光合作用对环境因子的季节响应[J]. 广西植物, **27**(6): 923 – 928.
SHI Jianmin, GUO Qirong, YANG Guangyao, *et al.* Seasonal photosynthetic responses of *Phyllostachys edulis* to environmental factors [J]. *Guihaia*, **27**(6): 923 – 928.
- [44] 许大全, 李德耀, 邱国雄, 等. 毛竹(*Phyllostachys pubescens*)叶光合作用的气孔限制研究[J]. 植物生理学报, 1987, **13**(2): 154 – 160.
XU Daquan, LI Deyao, QIU Guoxiong, *et al.* Studies on stomatal limitation of photosynthesis in the bamboo (*Phyllostachys pubescens*) leaves [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1987, **13**(2): 154 – 160.
- [45] 郑容妹, 郑郁善, 张梅, 等. 盐分胁迫对沿海绿竹光合作用及叶绿素的影响[J]. 竹子研究汇刊, 2002, **21**(4): 76 – 80.
ZHENG Rongmei, ZHENG Yushan, ZHANG Mei, *et al.* Study on impact of photosynthesis and chlorophyll of *Dendrocalamopsis oldhami* grown in the coastal areas under salt stress [J]. *J Bamb Res*, 2002, **21**(4): 76 – 80.
- [46] 王亚萍, 王开运, 张远彬, 等. 缺苞箭竹气体交换对 CO₂ 浓度及光照强度的响应[J]. 西北林学院学报, 2008, **23**(1): 6 – 9.
WANG Yaping, WANG Kaiyun, ZHANG Yuanbin, *et al.* The responses of gas exchange of bamboo (*Fargesia denudate*) leaf on elevated CO₂ concentration and light intensity [J]. *J Northwest For Univ*, 2008, **23**(1): 6 – 9.
- [47] 施建敏, 杨光耀, 杨清培, 等. 厚壁毛竹光合作用对 CO₂ 浓度倍增的短期响应[J]. 广西植物, 2010, **30**(5): 636 – 640.
SHI Jianmin, YANG Guangyao, YANG Qingpei, *et al.* Photosynthetic responses of *Phyllostachys edulis* ‘Pachyloen’ to doubled CO₂ concentration [J]. *Guihaia*, 2010, **30**(5): 636 – 640.
- [48] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀. CO₂ 浓度倍增下毛竹光合作用对光照强度的季节响应[J]. 江西农业大学学报, 2007, **29**(2): 215 – 219.

- SHI Jianmin, GUO Qirong, YANG Guangyao. Seasonal photosynthetic responses of *Phyllostachys edulis* to light under doubled CO₂ concentration [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2007, **29**(2): 215 – 219.
- [49] 李应, 陈双林, 李迎春, 等. 气候因子对竹子生长的影响研究综述[J]. 竹子研究汇刊, 2011, **30**(3): 9 – 12.
LI Ying, CHEN Shuanglin, LI Yingchun, *et al.* Research review in the effects of climate factors on bamboo growth [J]. *J Bamb Res*, 2011, **30**(3): 9 – 12.
- [50] 张利阳, 温国胜, 张汝民, 等. 毛竹光合生理对气候变化的短期响应模拟[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28**(4): 555 – 561.
ZHANG Liyang, WEN Guosheng, ZHANG Rumin, *et al.* Climate change response using a simulation study of photosynthetic physiology on *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2011, **28**(4): 555 – 561.
- [51] 赵天宏, 王美玉, 张巍巍, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对植物光合作用的影响[J]. 生态环境, 2006, **15**(5): 1096 – 1100.
ZHAO Tianhong, WANG Meiyu, ZHANG Weiwei, *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on plant photosynthesis [J]. *Ecol Environ*, 2006, **15**(5): 1096 – 1100.
- [52] 杨金艳, 杨万勤, 王开运, 等. 木本植物对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(3): 304 – 310.
YANG Jinyan, YANG Wanqin, WANG Kaiyun, *et al.* Woody plants respond to interactions between elevated CO₂ and increased temperature [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2003, **27**(3): 304 – 310.
- [53] 杨理艳. 缺苞箭竹的光合生理特性对 CO₂ 浓度和温度升高的响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
YANG Liyan. *Responses of Photosynthetic and Physiological Characteristics of Fargesia denudata to Elevated CO₂ Concentration and Temperature* [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2011.
- [54] FLEXAS J, MEDRANO H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. *Ann Bot*, 2002, **89**(2): 183 – 189.
- [55] ELAGOZ V, HAN S S, MANNING W J. Acquired changes in stomatal characteristics in response to ozone during plant growth and leaf development of bush beans (*Phaseolus vulgaris* L.) indicate phenotypic plasticity [J]. *Environ Pollut*, 2006, **140**(3): 395 – 405.
- [56] ROUHI V, SAMSON R, LEMEURE R, *et al.* Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, **59**(2): 117 – 129.
- [57] 李应, 陈双林, 谢双喜, 等. 3 种地被竹对大气臭氧胁迫的光合生理响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2012, **20**(3): 263 – 269.
LI Ying, CHEN Shuanglin, XIE Shuangxi, *et al.* Effects of atmospheric ozone stress on photosynthetic physio-response of three dwarf bamboos [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2012, **20**(3): 263 – 269.
- [58] 李娟, 彭镇华, 高健, 等. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(6): 1395 – 1402.
LI Juan, PENG Zhenhua, GAO Jian, *et al.* Photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pleioblastus kongosensis* 'Faureostrius' under drought stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, **22**(6): 1395 – 1402.