

淡竹花期不同类型叶片的生理指标变化

万雅雯^{1,2,3}, 徐强^{1,3}, 李芳^{1,3}, 丁雨龙^{1,2*}, 林树燕^{1,2*}

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; 2. 南京林业大学竹类研究所, 南京 210037;
3. 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037)

摘要: 以淡竹 (*Phyllostachys glauca* McClure) 花期内佛焰苞为研究对象, 选取开花植株正常叶和未开花植株正常叶作对照, 根据花序发育形态分为前、中、后期, 分析 3 种类型的叶片不同时期的激素含量 (GA₃、ABA、ZR、IAA) 和其他生理指标含量 (叶绿素、可溶性蛋白、可溶性糖、淀粉酶、SOD、POD、MDA 等) 的变化。结果表明: (1) 佛焰苞、开花植株正常叶与未开花植株正常叶的 GA₃ 含量均呈现出先增加后降低的趋势; 佛焰苞中 ZR 含量持续上升, 开花植株正常叶与未开花植株正常叶中则不断下降; 3 种类型叶片 ABA 含量均不断增加; 佛焰苞和开花植株正常叶中 IAA 含量开花植株正常叶中先增加而后下降, 未开花植株正常叶中则是不断上升。(2) 佛焰苞、开花植株正常叶与未开花植株正常叶的叶绿素含量均不断降低, 且佛焰苞中降幅最大; 佛焰苞与开花植株正常叶中 SOD 与 POD 的活性先上升后下降, 未开花植株正常叶的 SOD 活性的变化与佛焰苞和开花植株正常叶中相一致, POD 活性则持续升高; 3 种类型叶片中 MDA 的含量不断升高; 可溶性糖含量与淀粉酶活性在开花过程中不断下降; 可溶性蛋白含量在 3 种类型叶片中的含量均先增加后减少, 且佛焰苞与开花竹正常叶中的含量始终高于未开花竹正常叶。因此, 淡竹开花期间, 佛焰苞中激素与各生理指标的含量变化显示开花植株处于逐渐加剧的衰老状态。

关键词: 淡竹; 佛焰苞; 竹叶; 生理指标

中图分类号: S795.7

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)04-0636-06

Physiological changes of different types of leaves of *Phyllostachys glauca* McClure during flowering periods

WAN Yawen^{1,2,3}, XU Qiang^{1,3}, LI Fang^{1,3}, DING Yulong^{1,2}, LIN Shuyan^{1,2}

(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037;
2. Bamboo Research Institute, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037;
3. College of Biology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037)

Abstract: The content changes of hormones (GA₃, ABA, ZR, IAA) and some other physiological indexes (chlorophyll, soluble protein, soluble sugar, amylase, SOD, POD, MDA, etc.) in the leaves of *Phyllostachys glauca* collected in early, middle and late stages were analyzed, taken leaves and spathes of *P. glauca* during flowering period and the normal leaves of non-flowering plant as controls. The leaves of *P. glauca* at three stages were differentiated according to the morphological development of inflorescence. The results were as follows. (1) The GA₃ content in the three types of leaves of *P. glauca* firstly increased and then decreased; the ZR content was continuously rising in the spathes, but decreasing continuously in the normal leaves of flowering plant and the normal leaves of non-flowering plant; the ABA content in all three types of leaves increased continuously; the IAA content in the spathes decreased, and it increased firstly and then decreased slightly in the leaves of flowering plant, while it kept rise in the leaves of non-flowering plant. (2) The chlorophyll contents in the three types of leaves all decreased, and the content descend range in the spathes was the largest; the activities of SOD and POD in the spathes and the leaves of flowering plant increased firstly and then decreased; the change of SOD activity in the leaves of non-flowering plant was consistent with the others, but POD activity showed a rising trend; the MDA

收稿日期: 2018-11-05

基金项目: 十三五重点研发课题 (2016YFD0600901), 国家自然科学基金 (31870595), 江苏省三新工程 LYSX[2016]04, 科技支撑计划 (农业) 重点项目 (BE2016304) 和江苏高校优势学科建设工程项目共同资助。

作者简介: 万雅雯, 硕士研究生。E-mail: 715540368@qq.com

* 通信作者: 林树燕, 博士, 教授。E-mail: lrx@njfu.com.cn; 丁雨龙, 教授。E-mail: ylding@vip.163.com

contents in the three types of leaves increased all the time; the soluble sugar content and amylase activity decreased during flowering; the soluble protein contents in the three types of leaves increased firstly and then decreased, and they were higher in the spathes and the normal leaves of flowering plant than in the leaves of non-flowering plant. Therefore, the changes of the hormone contents and various physiological indexes in the flax seed flower showed that the flowering plant is in a gradual aging state.

Key words: *Phyllostachys glauca* McClure; spathe; bamboo leaves; physiological index

在当今世界, 木材短缺、全球气候变化和低碳经济促使人类对自然资源进行再投资、修复受损的生态系统的意愿越来越强烈^[1]。竹类植物不仅具有重要的经济价值, 而且在生态领域中同样有重要的地位, 可以很好地保持水土和水源涵养, 是世界上公认的重要植物资源之一, 因此现今对竹类植物的研究越来越受重视^[2]。由于竹子具有特殊的开花习性, 且很难预测, 大多数竹种为一生一次性开花植物, 花后大面积同源克隆植株则会集体衰老死亡^[3]。因此, 竹子开花过程中衰老机制是人们关注的热点和科学研究上的难点。目前, 已有不少国内外学者从不同的角度对竹子开花进行了研究。从生殖生物学角度上, 研究了竹子开花现象^[4-5]、花序特点^[6]、花粉活力^[7-10]以及花雌雄蕊发育^[11-12]等内容; 从发育角度探究了花期器官结构的变化^[13-16]、不同激素^[17-19]和生理指标^[20-22]的变化影响。在分子生物学上致力于探究花期的基因调控^[23-25]。

竹子开花会使叶片形态上出现差异, 表现为叶片变小, 而众所周知, 叶片是植物维持生长发育的重要器官, 是进行光合作用的重要场所, 也是植物衰老最敏感的器官之一。佛焰苞作为刚竹属竹种开花时小穗外被的叶状器官, 可进行光合作用, 是刚竹属竹种进入花期的一个重要特征。淡竹 (*P. glauca*) 属于竹亚科刚竹属 (*Phyllostachys*), 产于黄河流域至长江流域各地, 是常见的刚竹属栽培竹种之一, 其竹材可用于编制各种竹器, 也可用作农具柄等。淡竹为刚竹属的一个重要竹种, 2015 年山东各地出现淡竹开花, 但目前对淡竹开花时佛焰苞的研究甚少。因此, 作者对开花淡竹的佛焰苞、开花植株正常叶及未开花植株正常叶进行了内源激素和生理指标的测定, 试图揭示出竹子开花过程中叶片功能的变化, 对当前竹子的开花机理进行补充, 为最终探究竹子开花后死亡的衰老机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试淡竹来源于山东省临清市。根据花序发育形态^[26], 将其分为前期 (花序开始形成并发育佛焰苞)、中期 (花序发育成熟, 花丝与花药均完全露出)、

后期 (花序变成褐色, 且花药完全脱落, 仅留部分花丝或无花丝), 并选取同期生长的开花植株正常叶和未开花植株正常叶为对照。根据淡竹花期时间, 于 2015 年 3 月 15 日、5 月 7 日及 6 月 3 日选取无病虫害、长势良好的淡竹开花植株和未开花植株各 3 株, 采集开花植株上的佛焰苞, 3 种类型叶片各取 2 g, 3 个重复, 用于植物激素的测定; 3 种类型叶片各取 10 g, 并做 3 个重复, 用于生理指标的测定。采后用锡箔纸包裹并标记, 立即放入液氮中速冻, 并转入干冰中暂时保存, 带回实验室后随即放入 -80°C 冰箱保存。

1.2 方法

1.2.1 内源激素含量的测定 称取 100 mg 鲜重的植物样品, 去中脉置于预冷的研钵中, 加入 1 mL 提取液 (80% 的甲醇) 研磨成匀浆, 并将上清液倒入离心管, 之后再用 2 mL 提取液分次将研钵冲洗干净, 一并转入离心管中, 于 $5\ 000\ \text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 4°C 条件下离心 10 min, 取上清液过 C-18 固相萃取柱, 再将过柱后的样品转入离心管中, 氮气吹干后储于 -20°C 下备用。采用酶联免疫法 (ELISA)^[27] 测定植物赤霉素 (GA_3)、玉米素核苷 (ZR)、脱落酸 (ABA) 和生长素 (IAA) 的含量。

1.2.2 生理指标的测定 采用丙酮提取法^[28], 将新鲜叶片用超纯水洗净, 称取 0.2 g 并剪碎, 放于 10 mL 离心管内, 加入 80% 丙酮, 加盖后放于暗处, 避光静置 24 h, 待叶片完全呈现白色时开始测定叶绿素含量, 每个处理重复测定 3 次, 求平均值。

将测定竹叶用超纯水洗净, 全叶剪碎后分别称取 0.5 g, 加入 $0.05\ \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的磷酸缓冲液 (pH 7.8) 5 mL, 在冰浴中充分研磨提取, 提取液倒入离心管中, 于 $15\ 000\ \text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 4°C 条件下离心 20 min, 取上清液, 采用愈创木酚法^[29] 测定过氧化物酶 (POD) 活性; 采用氮蓝四唑 (NBT) 法^[30] 测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性, 参照 Madhava Rao 等^[31] 的方法测定丙二醛 (MDA) 的含量。

采用考马斯亮蓝法^[32] 测定可溶性蛋白的含量; 采用蒽酮比色法^[33] 测定可溶性糖含量; 参考胡晓倩等^[34] 的实验方法测定 α -淀粉酶活力、 β -淀粉酶活力以及 $(\alpha+\beta)$ -淀粉酶活性。

1.3 数据分析

用 Logit 曲线计算 ELISA 结果^[35], 运用 Microsoft Excel 2007 软件对所得数据进行处理和制表, 方差分析采用 SPSS 20.0, 用 Origin 85 绘图。

2 结果与分析

2.1 不同时期佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株正常叶中内源激素的含量

2.1.1 GA₃ 在淡竹不同类型叶片中含量的变化 从图 1A 中可以看出, GA₃ 在佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株正常叶中变化趋势基本相同, 均呈现先增加后降低的规律。开花前期, GA₃ 含量表现为佛焰苞>未开花植株正常叶>开花植株正常叶, 经多重方差对比, 开花植株正常叶 GA₃ 含量分别与未开花植株正常叶和佛焰苞的 GA₃ 含量存在显著差异 ($P<0.05$); 开花中期, 佛焰苞内 GA₃ 含量明显高于未开花植株正常叶与开花植株正常叶的含量, 增幅较大, 且开花植株正常叶与佛焰苞之间 GA₃ 含量存

在显著差异 ($P<0.05$); 开花后期, 佛焰苞 GA₃ 含量与未开花植株正常叶内基本持平, 高于开花植株正常叶。在不同时期, 开花植株正常叶的 GA₃ 含量始终低于佛焰苞和未开花植株正常叶的 GA₃ 含量。

2.1.2 ZR 在淡竹不同类型叶片中含量的变化 如图 1B 所示, 在前中后 3 个时期, ZR 的含量在佛焰苞、开花植株正常叶及未开花植株正常叶中的变化略有不同, 佛焰苞中 ZR 含量持续增加, 而开花植株正常叶与未开花植株正常叶中 ZR 含量则是呈现持续下降状态, 且未开花植株正常叶内 ZR 含量下降幅度较大, 开花植株正常叶则是缓慢下降, 降幅较小。开花前期, 未开花植株正常叶的 ZR 含量最高, 佛焰苞的 ZR 含量次之, 开花植株正常叶的 ZR 含量最少, 差异显著 ($P<0.05$); 中期, 佛焰苞 ZR 含量则远远高于未开花植株正常叶与开花植株正常叶; 后期, ZR 含量表现为佛焰苞>开花植株正常叶>未开花植株正常叶, 3 种类型叶片间差异显著 ($P<0.05$)。

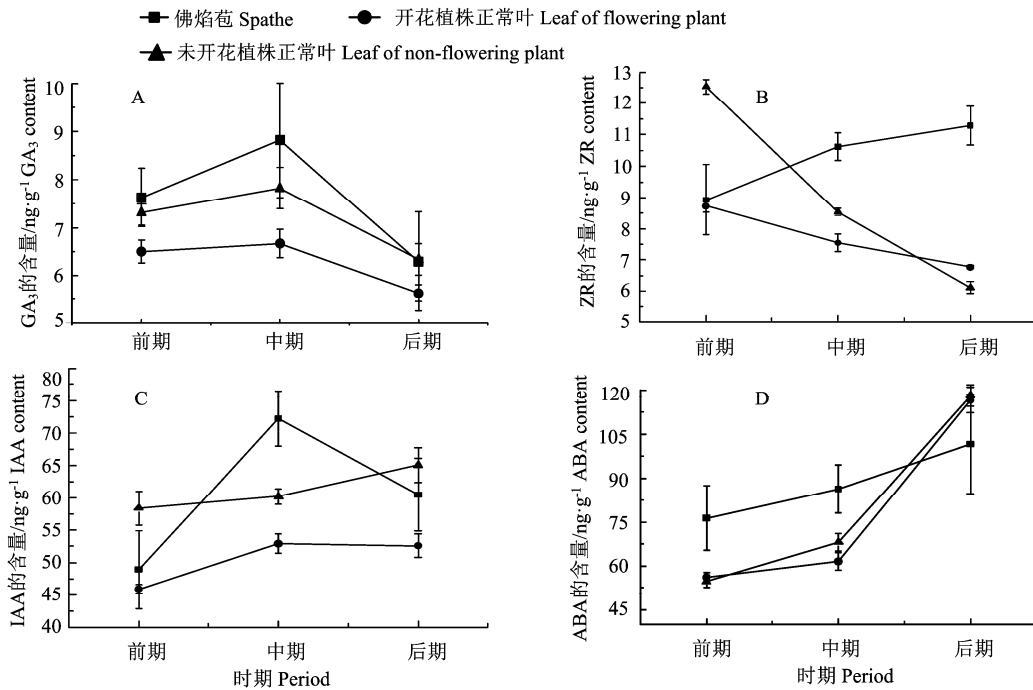


图 1 不同时期佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株正常叶中内源激素的含量

Figure 1 The contents of endogenous hormones in spathe, leaves of flowering and non-flowering plants during different periods

2.1.3 IAA 在淡竹不同类型叶片中含量的变化 根据图 1C 可知, 在 3 种类型叶片中 IAA 的含量变化趋势明显。佛焰苞和开花植株正常叶中的 IAA 含量均是先增加而后下降, 佛焰苞中 IAA 的含量增加和下降的趋势都更为明显, 而未开花植株正常叶的 IAA 含量则表现为持续增加。未开花植株正常叶的 IAA 含量在前期和后期均高于佛焰苞和开花植株正常叶的 IAA 含量。开花前期, 佛焰苞、开花植株正

常叶及未开花植株正常叶的 IAA 含量三者之间差异显著 ($P<0.05$); 中期, 未开花植株正常叶的 IAA 含量分别与开花植株正常叶、佛焰苞的 IAA 含量之间存在显著差异 ($P<0.05$); 后期, 开花植株正常叶的 IAA 含量分别与未开花植株正常叶、佛焰苞的 IAA 含量差异显著 ($P<0.05$)。

2.1.4 ABA 在淡竹不同类型叶片中含量的变化 如图 1D 所示, 佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株

正常叶中 ABA 含量变化趋势基本相同, 均是随着开花期逐渐增加, 但各自的增加幅度不同。在前期与中期, 佛焰苞中 ABA 含量始终明显高于未开花植株

正常叶与开花植株正常叶的 ABA 含量, 且差异显著 ($P<0.05$); 后期未开花植株正常叶与开花植株正常叶 ABA 含量增加到高于佛焰苞的 ABA 含量。

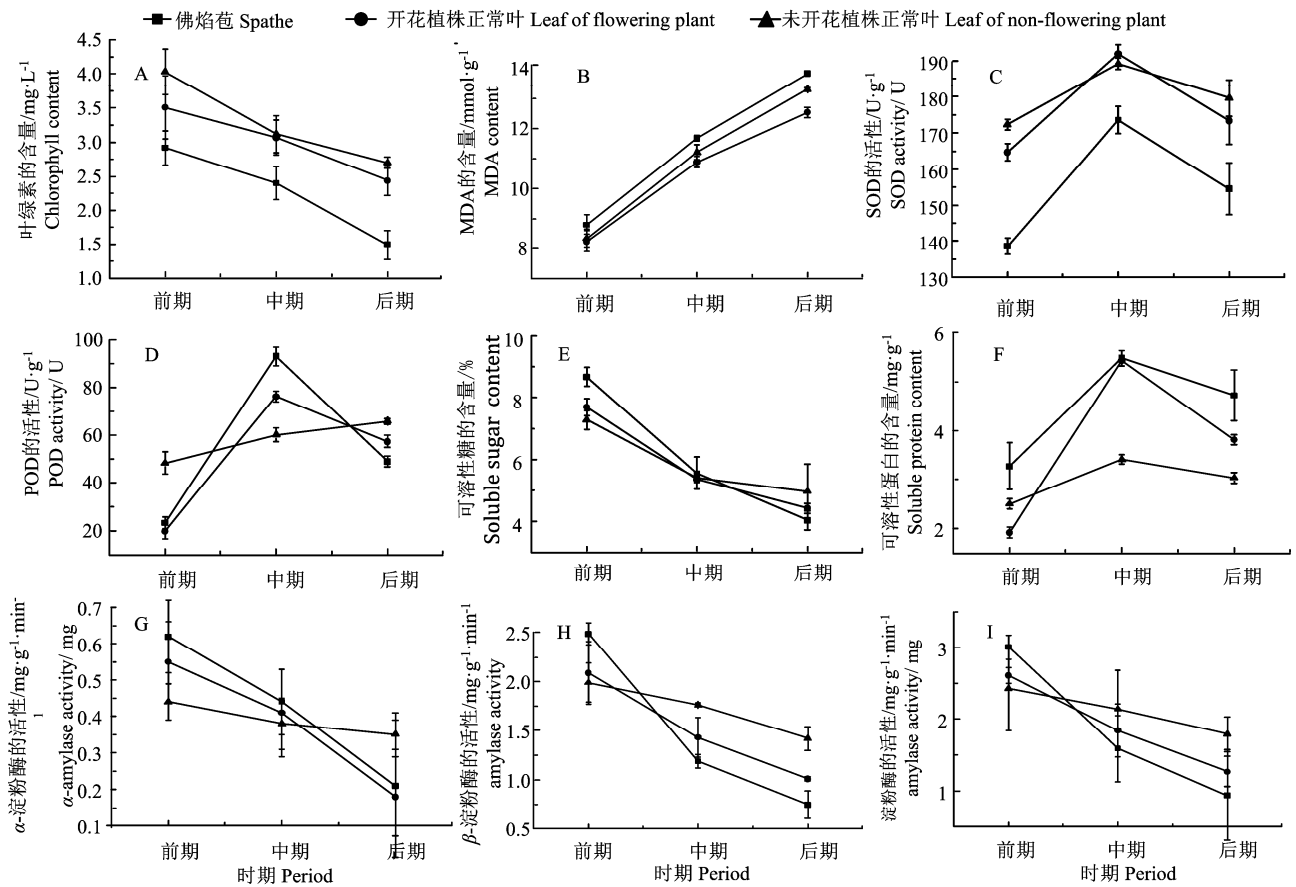


图 2 不同时期佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株正常叶中生理指标的含量

Figure 2 The contents of physiological indexes in spathe, leaves of flowering and non-flowering plant during different periods

2.2 不同时期佛焰苞、开花竹正常叶和未开花竹正常叶中生理指标的含量

2.2.1 叶绿素在淡竹不同类型叶片中含量的变化 由图 2A 可以看出, 总体上, 3 种类型叶片的叶绿素含量处于持续下降状态, 佛焰苞降幅最大, 开花植株正常叶次之, 未开花植株正常叶降幅最小。在前、中、后 3 个时期, 叶绿素含量始终表现为 Chl (未开花植株正常叶) $>Chl$ (开花植株正常叶) $>Chl$ (佛焰苞), 且经过多重方差对比, 未开花植株正常叶的叶绿素含量与佛焰苞的叶绿素含量之间存在显著性差异 ($P<0.05$)。

2.2.2 MDA 在淡竹不同类型叶片中含量的变化 如图 2B 所示, 3 种叶片类型的 MDA 含量变化趋势均为逐渐增加, 且佛焰苞的 MDA 含量始终高于未开花植株正常叶与开花植株正常叶的 MDA 含量。在中期, 佛焰苞的 MDA 含量分别与开花植株正常叶和未开花植株正常叶存在显著性差异 ($P<0.05$);

到了后期, 3 种类型叶片的 MDA 含量均具有显著性差异 ($P<0.05$)。

2.2.3 抗氧化酶 (SOD、POD) 的活性在淡竹不同类型叶片中的变化 通过图 2C 可以得出, 3 种类型竹叶的 SOD 活性趋势基本相同, 均呈现先增加后下降的趋势。在前期, SOD 活性表现为未开花植株正常叶 $>$ 开花植株正常叶 $>$ 佛焰苞, 且三者之间有显著差异; 在中期, 开花植株正常叶 SOD 活性升高且高于未开花植株正常叶和佛焰苞的 SOD 活性; 后期 SOD 活性依旧表现为未开花植株正常叶 $>$ 开花植株正常叶 $>$ 佛焰苞, 且都要高于前期。

佛焰苞与开花植株正常叶的 POD 活性均先增加而后下降, 且增幅与降幅都较明显, 而未开花植株正常叶 POD 活性则是呈现缓慢增加的趋势 (图 2D)。在前期, 未开花植株正常叶的 POD 活性远高于开花植株正常叶与佛焰苞的 POD 活性, 且分别与这两者之间存在显著性差异 ($P<0.05$); 到中期时,

这三者的 POD 活性则表现为 POD (佛焰苞) > POD (开花植株正常叶) > POD (未开花植株正常叶), 且佛焰苞与未开花植株正常叶的 POD 活性差异显著 ($P < 0.05$); 后期, 开花植株正常叶与佛焰苞的 POD 活性又降至低于未开花植株正常叶的 POD 活性, 且 3 种类型叶片后期 POD 活性均高于前期。

2.2.4 可溶性糖和可溶性蛋白在淡竹不同类型叶片中含量的变化 从图 2E 可以分析得出, 3 种类型叶片的可溶性糖的含量变化趋势基本相同, 一直处于下降状态, 且佛焰苞的下降幅度最大, 开花植株正常叶次之, 未开花植株正常叶最小。在前期与后期, 佛焰苞均分别与开花植株正常叶、未开花植株正常叶的可溶性糖含量差异性显著 ($P < 0.05$)。

3 种类型叶片可溶性蛋白的含量的变化都呈现先增加后下降的趋势 (图 2F), 其中佛焰苞与开花植株正常叶的可溶性蛋白含量变化波动较大, 而未开花植株正常叶的可溶性蛋白含量变化幅度相对较小。前期与后期, 三者之间皆存在显著差异 ($P < 0.05$), 且后期含量均高于各自前期含量; 在中期, 未开花植株正常叶的可溶性蛋白含量明显低于佛焰苞与开花植株正常叶, 经多重方差分析, 未开花植株的可溶性蛋白含量分别与佛焰苞、开花植株正常叶差异性显著 ($P < 0.05$)。

2.2.5 淀粉酶的活性在淡竹不同类型叶片中的变化 通过测定 α -淀粉酶与淀粉酶的活性, 从而推出了 β -淀粉酶活性。结果显示, α -淀粉酶 (图 2G)、 β -淀粉酶 (图 2H) 以及淀粉酶 (图 2I) 活性均呈下降状态, 且佛焰苞的各淀粉酶活性降幅最大, 开花植株正常叶次之, 未开花植株正常叶则最小。前期, 3 种叶片的 α -淀粉酶之间并无显著性差异, 淀粉酶活性之间亦是如此, 而 β -淀粉酶活性则表现为佛焰苞分别与未开花植株正常叶、开花植株正常叶差异性显著 ($P < 0.05$); 在中期, 3 种类型叶片的 α -淀粉酶活性之间仍然无显著性差异, 淀粉酶活性之间也是如此, 而 β -淀粉酶的活性却存在差异性显著 ($P < 0.05$); 到后期, 未开花植株正常叶的 α -淀粉酶活性和淀粉酶活性分别与开花植株正常叶、佛焰苞之间存在显著性差异 ($P < 0.05$), 而 β -淀粉酶活性却仍是 3 种叶片类型之间均差异性显著 ($P < 0.05$)。

3 讨论与结论

竹子的开花是一个相对复杂的生理生化过程, 也是竹子发育进入衰老的体现。叶片衰老是由多种激素共同作用^[36]。本试验结果表明, 开花植株与未开花植株中的 GA_3 含量从前期到后期都呈现出先上

升后下降的趋势, 但佛焰苞中 GA_3 含量均高于开花植株正常叶和未开花植株正常叶, 这与何奇江等^[37]和柴振林^[18]对雷竹 (*Phyllostachys violascens* (Carrière) Rivière & C. Rivière) 开花时激素的动态变化观察结果也相吻合, 推测 GA_3 对竹子的开花起着促进作用, 与诱导成花相一致。本研究中, 佛焰苞 ZR 的含量伴随着开花始终呈现升高的趋势, 而开花植株正常叶与未开花植株正常叶中 ZR 的含量则是持续下降; 佛焰苞中 ABA 的含量随着开花的进行, 其含量也在不断增加。上述测定结果与 ABA 促进器官的脱落和衰老^[36]这种作用机制基本相一致。IAA 的含量在未开花植株正常叶中持续增加, 而在佛焰苞和开花植株正常叶中均呈现先增加后减少的趋势, 且佛焰苞变化幅度更为明显, 这可以推测在开花过程中, IAA 具有促进花器官进一步分化和成熟的作用。

本研究结果发现, 从前期到后期, 佛焰苞和开花植株正常叶 SOD 和 POD 的活性先升高后下降, 而 MDA 的含量则表现为持续升高。王贵民等^[38]对杂交水稻剑叶的研究发现 SOD、POD 的活性均呈先上升后下降的趋势, 且通过对比, POD 活性可以更好的反映竹子的衰老程度。于振文等^[39]对小麦旗叶的研究发现开花后小麦旗叶中 SOD 的活性逐渐升高, 后期快速降低; MDA 含量持续升高, 均与本研究结果相似。植物开花后叶片衰老产生大量的自由基, 而当超氧阴离子自由基产生的量积累到超过 SOD 对它的消除能力时, 这种平衡就会被打破, 过多的氧自由基就会造成膜脂过氧化^[40], 破坏细胞膜结构, 降低酶活性, 产生更多的 MDA, 加剧叶片衰老。

植物叶片中的可溶性糖和可溶性蛋白是重要的生命物质, 其含量的变化能在一定程度上反映出植株状态。本试验结果表明, 从前期到后期, 佛焰苞、开花植株正常叶和未开花植株正常叶中可溶性糖的含量均逐渐降低, 可溶性蛋白的含量先升高后降低; 从前期到中期, 佛焰苞与开花植株正常叶中可溶性蛋白的含量急剧增加, 开花中期后, 随着叶片逐渐衰老, 蛋白质的降解, 可溶性蛋白的含量也随之不断下降。植物开花需要消耗大量的养分, 而消耗的这种养分来源主要是可溶性糖。因此, 在开花前期佛焰苞与开花植株正常叶的可溶性糖含量要高于未开花植株正常叶, 以应对开花所需要消耗的大量养分, 开花中后期可溶性糖含量的迅速下降也印证了这一点。在所有植株叶片中淀粉酶含量的变化与可溶性糖含量的变化趋势一致, 可能是由于营养物质的不断消耗, 所需的淀粉酶越来越少。

因此, 本试验从淡竹开花产生的佛焰苞为切入点, 通过对其各项生理指标的研究, 发现复杂的激素调控网络互相作用, 共同参与调节了淡竹开花这一过程, 而各项生理指标也印证了开花淡竹处于逐渐加剧衰老的状态, 这与竹类植物独特的开花习性有着密不可分的关联。此研究为后期深入研究内源性植物激素调控竹类植物开花及其通路奠定了基础。

参考文献:

- [1] 吴君琦. 基于国际贸易的中国竹产业竞争力研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009.
- [2] 窦莹, 余学军, 岩松文代. 中国竹子资源的开发利用现状与发展对策[J]. 中国农业资源与区划, 2011, 32(5): 65-70.
- [3] KEELEY J E, BOND W J. Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis[J]. *Am Nat*, 1999, 154(3): 383-391.
- [4] 张文燕, 马乃训, 吴玲玲, 等. 五月季竹开花结实的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1992, 11(2): 15-25.
- [5] 杜凡, 薛嘉榕, 杨宇明, 等. 15 年来云南竹子的开花现象及其类型研究[J]. 林业科学, 2000, 36(6): 57-68.
- [6] 林树燕, 万雅雯, 傅华君, 等. 竹类植物花序建成及花序类型修正[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(6): 1-7.
- [7] 范婷婷, 郭臻昊, 傅华君, 等. 翠竹花粉的活力及储藏效果研究[J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 180-185.
- [8] 林树燕, 赵荣, 李洁, 等. 三个竹种花粉萌发及贮藏力研究[J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(4): 111-113.
- [9] 王青, 彭祚登, 郭起荣, 等. 毛竹花粉活力测定及其适宜保存条件研究[J]. 竹子研究汇刊, 2012, 31(1): 23-26.
- [10] 林树燕, 李洁, 赵荣, 等. 南京地区孝顺竹的开花生物学特性研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, 39(2): 52-56.
- [11] 林树燕, 邵丽娟, 李洁, 等. 孝顺竹(*Bambusa multiplex*) 大孢子发生与雌配子体发育研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2018, 26(3): 278-284.
- [12] 林树燕, 李洁, 赵荣, 等. 孝顺竹花芽分化及小孢子发生与雄配子体发育[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, 39(4): 51-56.
- [13] 钟远标, 岳晋军, 楼崇, 等. 麻竹的花器官与繁育系统[J]. 林业科学, 2017, 53(1): 1-10.
- [14] 林树燕, 郑笑, 张莉, 等. 鹅毛竹花药发育的超微结构观察 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(2): 65-70.
- [15] 林树燕, 范婷婷, 姜明云, 等. 3 种(品种)地被竹花器官形态特征及学名订正[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(1): 189-193.
- [16] 林树燕, 赵荣, 徐强, 等. 异叶苦竹花粉管生长及双受精过程[J]. 西北植物学报, 2015, 35(11): 2197-2203.
- [17] 齐飞艳, 彭镇华, 胡陶, 等. 毛竹花期不同器官内源激素含量的变化[J]. 林业科学研究, 2013, 26(3): 332-336.
- [18] 柴振林. 雷竹花期激素和营养动态及其成花机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [19] 熊文愈, 吴贯明, 沈惠娟, 等. 雅竹开花和更新问题的调查和研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1979(1/2): 14-21.
- [20] 姜培坤, 俞益武, 张立钦, 等. 雷竹林地土壤酶活性研究[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(2): 132-136.
- [21] 谢海平. 竹类植物叶片衰老机理研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2004.
- [22] 邱尔发, 郑郁善, 洪伟, 等. 开花和未开花山地麻竹叶片性状比较[J]. 福建林学院学报, 2002, 22(2): 105-108.
- [23] LIN X C, CHOW T Y, CHEN H H, et al. Understanding bamboo flowering based on large-scale analysis of expressed sequence tags [J]. *Genet Mol Res*, 2010, 9(2): 1085-93.
- [24] LIN E P, PENG H Z, JIN Q Y, et al. Identification and characterization of two bamboo (*Phyllostachys praecox*) AP1/SQUA-like MADS-box genes during floral transition[J]. *Planta*, 2009, 231(1): 109-120.
- [25] ZHANG X M, ZHAO L, LARSON-RABIN Z, et al. De novo sequencing and characterization of the floral transcriptome of *Dendrocalamus latiflorus* (Poaceae: Bambusoideae)[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e42082.
- [26] 刘国华, 徐强, 丁雨龙, 等. 不同生长期淡竹叶解剖结构及其光响应研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(4): 32-38.
- [27] 吴颂如, 陈婉芬, 周燮. 酶联免疫法(ELISA)测定内源植物激素[J]. 植物生理学通讯, 1988(5): 53-57.
- [28] 王兰珍, 马希汉, 王姝清, 等. 元宝枫叶总黄酮提取方法研究[J]. 西北林学院学报, 1997, 12(4): 66-69.
- [29] MAEHLI A C, CHANCE B. The assay of catalases and peroxidases[J]. *Methods of biochemical analysis*, 1955, 2(55): 764-775.
- [30] BEAUCHAMP C, FRIDOVICH I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels[J]. *Anal Biochem*, 1971, 44(1): 276-287.
- [31] MADHAVA RAO K V, SRESTY T V S. Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in response to Zn and Ni stresses[J]. *Plant Sci*, 2000, 157(1): 113-128.
- [32] 邹琦, 许长成, 赵世杰, 等. 午间强光胁迫下 SOD 对大豆叶片光合机构的保护作用[J]. 植物生理学报, 1995, 21(4): 396-397.
- [33] 文赤夫, 董爱文, 李国章, 等. 蒽酮比色法测定紫花地丁中总糖及还原糖含量[J]. 现代食品科技, 2005, 21(3): 122-123, 130.
- [34] 胡晓倩, 牛耀虎. 赤霉素和钙离子浸种对小麦种子萌发及淀粉酶活力的影响[J]. 黄山学院学报, 2009, 11(5): 38-42.
- [35] 陈丽培. 油松种子萌发初始阶段生理生化特性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2009.
- [36] 周玉堂, 李拥军. 植物叶片衰老的研究综述[J]. 湖北工程学院学报, 2016, 36(3): 55-59.
- [37] 何奇江, 汪奎宏, 华锡奇, 等. 雷竹开花期内源激素、氨基酸和营养成分含量变化[J]. 林业科学, 2005, 41(2): 169-173.
- [38] 王贵民, 陈国祥, 张美萍, 等. 高产杂交水稻剑叶全展后主要光合生理特征的研究[J]. 核农学报, 2008, 22(5): 697-700.
- [39] 于振文, 余松烈, 岳寿松. 小麦旗叶衰老过程中氧自由基与激素含量的变化(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(5): 349-351.
- [40] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系[J]. 植物学报(英文版), 1984, 26(6): 605-615.