

## 楸树叶片年龄与位置效应的生理指标变化研究

冯雪瑾<sup>1</sup>, 刘 勇<sup>1\*</sup>, 李晓丽<sup>1</sup>, 邢立霞<sup>2</sup>, 贺国鑫<sup>2</sup>, 薛敦孟<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学 林学院, 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 北京市大东流苗圃, 北京 100000)

**摘 要:**为探究楸树生长过程中生理指标的变化规律,选择古楸树无性繁殖材料,对不同年龄及部位的楸树叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量及叶绿素含量进行了测定。结果表明:1)叶绿素、可溶性蛋白及可溶性糖含量随楸树年龄增加呈现不断减少的趋势,SOD活性及POD活性随年龄增加不断上升。300年生冠部较3年生冠部叶绿素减少了23.89%,可溶性蛋白减少了72.81%,可溶性糖减少了58.71%,SOD活性增加了26.82%,POD活性增加了139.69%。2)位置效应方面,根萌条叶片叶绿素、可溶性糖及POD活性低于冠部叶片,而SOD活性和可溶性蛋白则高于冠部。其中,叶绿素在300年生叶片根、冠部差异最大,冠部是根部的1.99倍;可溶性蛋白、可溶性糖含量和SOD活性均在3年生楸树叶片根、冠部差异最大,根部较冠部分别增加了12.11%、21.28%、28.51%。POD活性则在15年生处差异最大,冠部是根部的1.71倍。综上所述,300年生楸树叶片抗性较高,且具有明晰的遗传背景,是培育优良楸树较佳的无性繁殖材料。根部枝条相对于冠部枝条生理年龄较小,且300生根部和冠部叶片可溶性蛋白和SOD含量没有显著差异,根部枝条是无性繁殖材料选择的较佳位置。

**关键词:**楸树;年龄效应;位置效应;生理指标

中图分类号:S792.99

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2021)05-0051-06

### Changes of Physiological Indexes of the Leaves Collected from *Catalpa bungei* Trees with Different Ages and Crown Locations

FENG Xue-jin<sup>1</sup>, LIU Yong<sup>1\*</sup>, LI Xiao-li<sup>1</sup>, XING Li-xia<sup>2</sup>, HE Guo-xin<sup>2</sup>, XUE Dun-meng<sup>2</sup>

(1. School of Forestry, Beijing Forestry University/Key Laboratory for Silviculture and Conservation, Ministry of Education, Beijing 100083, China; 2. Beijing Dadongliu Nursery, Beijing 100000, China)

**Abstract:** In order to explore the changes of physiological indexes during the growth process of *Catalpa bungei*, and to select materials for clonal propagation of this species, the leaves of *C. bungei* with different ages and grown in different crown locations were collected to measure the relative indices, such as superoxide dismutase (SOD) activity, peroxidase (POD) activity, soluble sugar content, soluble protein content and chlorophyll content. The results showed that 1) the contents of chlorophyll, soluble protein and soluble sugar showed decreasing trends with the tree age, while the SOD activity and POD activity increased with the tree age. Compared with the crown leaves of 3-year-old tree, the chlorophyll content, the soluble protein, and the soluble sugar decreased of the 300-year-old tree by 23.89%, 72.81%, and 58.71%, respectively, while the SOD activity and POD activity increased by 26.82% and 139.69%, respectively. 2) In view of the effect of leaf growing positions, the contents of chlorophyll, soluble sugar, and POD activity of the leaves collected from the upper crown were higher than those from the low crown, while the SOD activity and soluble protein content of the leaves collected from the low crown were higher than those from upper

收稿日期:2020-09-07 修回日期:2021-03-15

基金项目:北京市园林绿化增彩延绿科技创新工程科研项目(CEG-2016-01)。

作者简介:冯雪瑾。研究方向:森林培育。E-mail:fxj19960323@126.com

\*通信作者:刘 勇,博士,教授,博士生导师。研究方向:森林培育。E-mail:lyong@bjfu.edu.cn

crown. The differences in chlorophyll content between the upper and low crown were the most significant in 300-year-old trees, the content of chlorophyll in upper crown leaves were 1.99 times higher than low crown leaves. The differences in soluble protein content and soluble sugar, as well as the SOD activity were the most significant between the low and upper crown of the trees with the age of 3 years old, in which the soluble protein, soluble sugar content and SOD activity of the leaves in low crown increased by 12.11%, 21.28%, and 28.51%, respectively, compared to the upper crown. For the trees with the age of 15 years old, the difference in POD activity was the most significant, it was 1.71 times higher in upper crown than in low crown. In conclusion, the trees with the age of 300 years old presented higher resistance and clear genetic background, which can be a better material for clonal propagation to cultivate excellent *C. bungei* clones. On the other hand, the physiological age of the branches in low crown was relatively small compared with those in upper crown branches, and there were no significant differences in the soluble protein and POD activity between the upper and low crown, the branches in low crown would be the best clonal propagation materials.

**Key words:** *Catalpa bungei*; age effect; position effect; physiological index

楸树(*Catalpa bungei*)是我国较为古老的乡土树种之一,有2000多a的栽培历史,调查发现我国最古老的楸树树龄约为2500a,位于山西晋中太谷县青基沟村<sup>[1]</sup>。楸树因树形优美和花大色艳常被应用于园林绿化<sup>[2]</sup>。此外,楸树具有木材通直和结构紧密的特性,作为我国珍贵的用材树种而被广泛栽培。通常,年龄超过100a的大树被称为古树,树龄>300a或特别稀少珍贵的古树称为一级古树<sup>[3]</sup>。因为楸树资源需求逐年增加而引起楸树野生资源和古树资源逐年减少<sup>[4]</sup>。目前,扦插等无性繁殖成为楸树繁殖的普遍方式。然而,无性繁殖材料生理年龄与采样母树的树龄和部位有关<sup>[5]</sup>,繁殖材料本身较高的生理年龄会导致无性繁殖的楸树幼苗存在苗木质量较差和老化问题。

洪汉辉等<sup>[6]</sup>对不同年龄的白杨插穗进行扦插发现,扦插苗插穗年龄增加加剧了新生苗的老化状态。王军辉等<sup>[7]</sup>研究发现年龄效应和位置效应对青海云杉(*Picea crassifolia*)硬枝扦插的生根效果有显著影响。在生产上,通常采用以苗繁殖的方式,年龄的累积严重影响后代苗木品质及遗传潜力的发挥。因此,探究包括古树在内的不同树龄的楸树繁殖材料的生理特征差异对今后无性繁殖材料的选取具有重要意义。

存在老化现象的植物膜脂过氧化加剧,体内保护酶系统的活性和数量也会发生改变<sup>[8]</sup>。林植芳等<sup>[9]</sup>提出POD活性因植物器官发育和衰老程度不同而表现不同,与植物种类有关。植物在衰老进程中会破坏叶绿体基质,类囊体膨胀并裂解,导致叶绿素含量逐渐降低<sup>[10]</sup>。李栋栋等<sup>[11]</sup>也提出植物叶片中叶绿素含量的高低和降解的速率可作为衡量植物衰老与否和衰老快慢的重要标志。有研究表明植物衰老过程中叶绿素和可溶性蛋白的含量均随年龄的

增加呈现下降的趋势<sup>[12-13]</sup>,而可溶性糖含量呈现升高趋势<sup>[14-15]</sup>。同时,有研究对比不同部位叶片的叶绿素含量发现,冠部的叶片叶绿素含量相对根萌条叶片较高<sup>[16-17]</sup>。郭长花<sup>[18]</sup>对不同年龄不同部位三倍体毛白杨(*Populus tomentosa*)形态、生长和生理生化指标研究发现,苗木形态差异主要存在于根部与冠部之间。根部枝条相比冠部枝条被认为有更低的生理年龄,而对于楸树来说它们之间的生理特征差异仍然是未知的。

本研究对树龄3、15a和300a楸树的根萌条和冠部叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量和叶绿素含量进行测定,探究年龄效应和位置效应对楸树叶片生理特征的影响,为了解楸树的衰老机制和楸树无性繁殖所需材料选取提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料采集

2019年5月在北京市大东流苗圃选择树龄为3a和15a生长较良好的楸树林,每个年龄各选取长势较平均的3株。同月在北京市慕田峪村、清真寺、大悲寺分别选取了年龄约300a的3株古楸树。测量每株楸树样本的基本信息,如树高、胸径、冠幅、土壤紧实度、pH值及土壤电导率(表1),并选取树冠上部、根部萌条东、南、西、北4个方向的健壮、无病变损伤的完整叶片作为试验材料,每个方向采集5片以上用锡纸保存至液氮罐中带回实验室。

### 1.2 生理指标测定方法

参照李合生<sup>[20]</sup>的方法,样品中超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑光还原法,过氧化物酶(POD)采用愈创木酚法,可溶性蛋白采用考马斯亮蓝法测

定,可溶性糖采用蒽酮乙酸乙酯法测定,叶绿素含量采用分光光度计法测定。

1.3 数据处理

数据用 Excel 2016 进行预处理,用 Sigmaplot 14.0 作图,通过 SPSS 20.0 软件采用 one-way

ANOVA 进行方差分析,对方差分析结果有显著差异的数据采用 LSD、Duncan 方法进行多重比较,分析 SOD 活性、POD 活性、叶绿素含量、可溶性蛋白含量及可溶性糖含量在不同年龄和位置条件下存在的差异情况,以  $P<0.05$  为显著水平。

表 1 样本基本信息

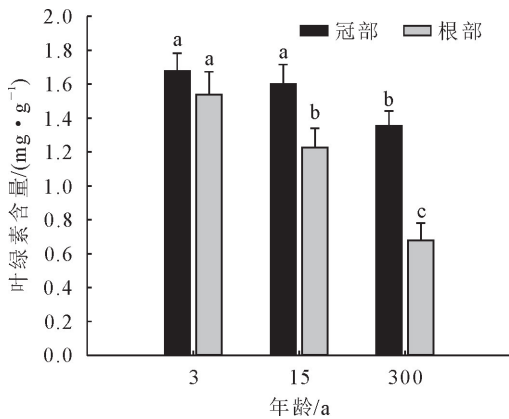
Table 1 Basic information of the sample trees with different ages

年龄/a	树高/m	胸径/cm	冠幅/m	土壤紧实度/( $\text{kg} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	pH	土壤电导率/( $\mu\text{S} \cdot \text{cm}$ )
3	$2.53 \pm 0.044$	$7.60 \pm 0.557$	$0.58 \pm 0.060$	$2.533 \pm 0.272$	$7.658 \pm 0.035$	$379.381 \pm 21.163$
15	$4.77 \pm 0.233$	$12.83 \pm 1.640$	$2.35 \pm 0.123$	$4.205 \pm 0.393$	$7.424 \pm 0.068$	$416.778 \pm 36.458$
300	$18.05 \pm 0.550$	$87.14 \pm 1.990$	$12.00 \pm 0.129$	$5.094 \pm 0.397$	$7.355 \pm 0.043$	$421.406 \pm 15.382$

2 结果与分析

2.1 不同年龄楸树根、冠部叶片叶绿素含量比较

3 年生和 15 年生楸树冠部叶片中叶绿素含量无显著差异,但二者均显著高于 300 年生,其中 300 年生较 3 年生冠部叶绿素含量减少了 23.89%;在楸树根萌条叶片中,叶绿素含量呈现随年龄增加逐渐减少的趋势,其中,3 年生与 300 年生相差最大,减少了 143.4%;同一年龄中,除 3 年生根冠部叶片叶绿素含量差异不显著外,其余年龄冠部叶绿素含量均>根萌条,其中 300 年生冠部与根萌条叶片相差最大,冠部是根部的 1.994 倍(图 1)。



注:不同小写字母表示在  $P<0.05$  下差异显著。下同。

图 1 不同年龄楸树根、冠部叶绿素含量比较

Fig. 1 Comparison of chlorophyll content in lower and upper crown of *C. bungei* with different ages

2.2 不同年龄楸树根、冠部叶片可溶性蛋白含量比较

通过比较 3、15、300 年生冠部叶片可溶性蛋白含量可知(图 2),随着年龄增加,可溶性蛋白含量逐渐下降,其中,3 年生冠部叶片可溶性蛋白含量最高,较 300 年生冠部叶片增加了 72.81%,与 15 年生和 300 年生叶片均呈现显著差异;根萌条叶片可溶性蛋白含量随年龄的增加逐渐下降,且三者之间均有显著差异,其中 3 年生叶片较 300 年生高

$0.638 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ;同一年龄楸树,除 300 年生外,根萌条叶片可溶性蛋白含量均显著>冠部,其中 3 年生根、冠部差异最大,根萌条较冠部增加了 12.11%。

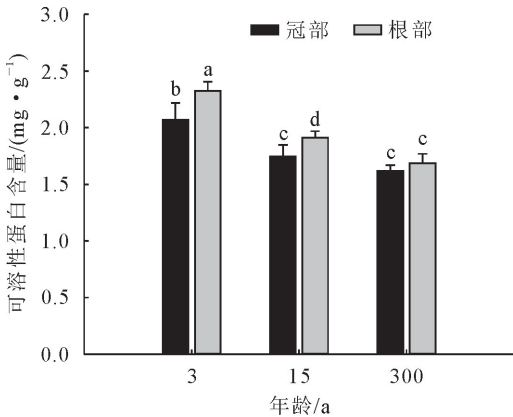


图 2 不同年龄楸树根、冠部可溶性蛋白含量比较

Fig. 2 Comparison of soluble protein content in lower and upper crown of *C. bungei* with different ages

2.3 不同年龄楸树根、冠部叶片可溶性糖含量比较

从楸树不同年龄的冠部叶片可溶性糖含量可知,随着年龄增加可溶性糖含量呈现下降趋势,且 3、15 年生和 300 年生叶片可溶性糖含量呈现显著差异(图 3),其中 3 年生比 300 年生冠部叶片高出 58.71%;根萌条叶片可溶性糖含量也呈现下降趋势,其中,3 年生和 15 年生根萌条叶片分别与 300 年生之间差异显著,3 年生根萌条叶片可溶性糖含量较 300 年生高出 49.45%;同一年龄条件下,3 年生和 300 年生中,均表现为冠部叶片可溶性糖含量显著>根萌条叶片,其中,3 年生根冠部差异较大,冠部是根萌条可溶性糖含量的 1.21 倍。

2.4 不同年龄楸树根、冠部叶片 POD 活性比较

通过比较 3、15 年生、300 年生冠部叶片 POD 活性可知,整体呈现随年龄增加逐渐上升的趋势(图 4),且每 2 个年龄的活性之间均有显著差异,300 年生处取得最大值,为  $74.59 \mu \cdot (\text{g} \cdot \text{min})^{-1}$ ,较 3 年生处的最小值高出 139.7%;根萌条也表现出和冠

部相同的趋势,且两两年龄之间差异显著,最大值与最小值之间相差  $50.11 \mu \cdot (\text{g} \cdot \text{min})^{-1}$ ;比较各个年龄根萌条与冠部 POD 活性可知,3、15、300 年生楸树冠部 POD 活性均显著高于根部,差值分别为 14.73、23.75、8.09  $\mu \cdot (\text{g} \cdot \text{min})^{-1}$ 。

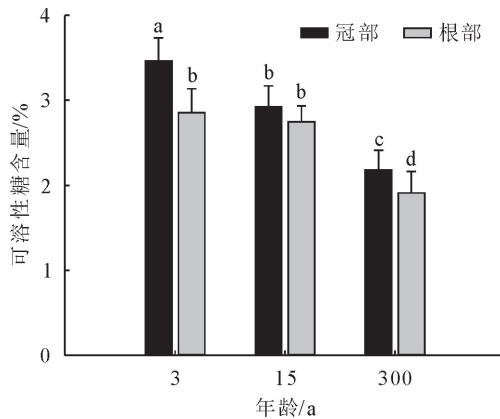


图 3 不同年龄楸树根、冠部可溶性糖含量比较

Fig. 3 Comparison of soluble sugar content in lower and upper crown of *C. bungei* with different ages

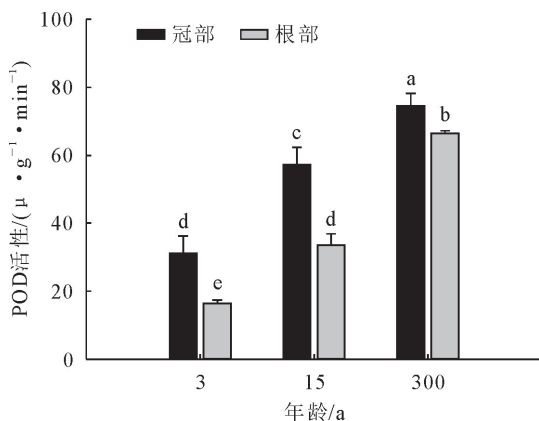


图 4 不同年龄楸树根、冠部 POD 活性比较

Fig. 4 Comparison of POD activity in lower and upper crown of *C. bungei* with different ages

## 2.5 不同年龄楸树根、冠部叶片 SOD 活性比较

3、15、300 年生冠部叶片 SOD 活性随年龄增加呈现上升的趋势,其中,3 年生叶片 SOD 活性显著低于其余 2 个年龄,较 300 年生叶片 SOD 活性减少了 26.82%(图 5)。比较同一年龄下楸树根、冠部 SOD 活性,可知 3 年生根萌条叶片 SOD 活性显著 > 冠部,是冠部的 1.285 倍,其余年龄差异不显著。

## 3 结论与讨论

SOD 活性及 POD 活性随楸树年龄增加呈现不断上升的趋势,可溶性蛋白、可溶性糖及叶绿素含量随年龄增加不断减少。位置效应方面,根萌条叶片 SOD 活性和可溶性蛋白含量 > 冠部叶片,而 POD 活性、可溶性糖含量及叶绿素含量 < 冠部。300 年

生楸树叶片抗性较高,且具有明晰的遗传背景,是培育优良楸树较佳的无性繁殖材料。根部枝条相对于冠部枝条生理年龄较少,且 300 年生根部和冠部叶片可溶性蛋白和 POD 含量没有显著差异,根部枝条是无性繁殖材料选择的较佳位置。

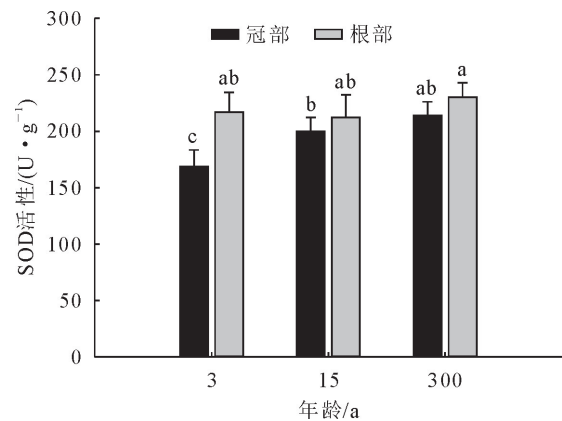


图 5 不同年龄楸树根、冠部 SOD 活性比较

Fig. 5 Comparison of SOD activity in lower and upper crowns of *C. bungei* with different ages

随着树体年龄增加,细胞膜系统会受到影响,引起抗氧化酶、糖和蛋白等物质外渗,导致代谢变弱,抗衰老能力变弱等<sup>[20]</sup>。叶绿素是光合作用中捕获光能的主要成分,直接参与了光能吸收和能量转换过程,其降解会引起光合作用的下降<sup>[3,21-22]</sup>。可溶性糖与调节细胞渗透势有关,其含量升高可提高细胞渗透势,从而提高细胞抵抗外界侵扰的能力<sup>[23]</sup>。可溶性蛋白含量是氮代谢中一个重要的生理指标,包括大量参与生理代谢的酶类,其含量与植物的生长密切相关<sup>[22]</sup>。研究结果表明不同年龄条件下叶绿素含量、可溶性糖及可溶性蛋白在根萌条和冠部均呈现随年龄增加逐渐降低的趋势,表明树龄的增加会引起叶片细胞光合能力和新陈代谢效率降低,这与国槐(*Sophora japonica*)、巨尾桉(*Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、栎树(*Koelreuteria paniculata*)等树种的研究相似<sup>[3,25-28]</sup>。郭飞波等<sup>[29]</sup>研究结果表明,SOD 活性的增强可以延长细胞生理功能,延缓植株衰老。本研究针对不同年龄楸树的抗氧化酶活性进行比较,结果表明,无论根萌条还是冠部叶片,SOD 及 POD 活性随年龄增加呈现逐渐增加的趋势,表明较高树龄的叶片具有更高的抗性。这与程程<sup>[3]</sup>对国槐古树生理特性研究中所得出的抗氧化酶活性会随树龄增加逐渐上升的结论相似。之前有研究认为树木衰老严重时,抗氧化酶活性急速下降<sup>[3]</sup>,而楸树本身具有很高的寿命,因此,本研究中 300 年生楸树可能仍处于其整个生长发育阶段的壮年期。



位置效应方面,根部枝条生理年龄被认为低于冠部枝条生理年龄<sup>[30]</sup>。苏培玺等<sup>[30]</sup>对胡杨基部和冠部当年生枝条叶片进行光合生理指标测定发现,冠部蒸腾速率、净光合速率均高于基部,这与本研究冠部叶片叶绿素含量高于根部叶片研究结果一致,造成这种结果很可能是光环境差异导致的。可溶性蛋白含量在3个年龄中均呈现出根萌条高于冠部枝条的趋势。有学者对北美红杉(*Sequoia sempervirens*)基部萌条与冠部枝条蛋白含量进行比较<sup>[31]</sup>,结果表明,22-58 ku 蛋白在基部枝条大量合成,而冠部枝条蛋白含量相对较低。L. C. Huang *et al.*<sup>[32]</sup>研究发现,34、36 ku 等蛋白在幼年和复壮组织中含量较高。分析可能的原因是,根萌条相对冠部枝条组织较幼嫩,枝条中养分更充实<sup>[2]</sup>,蛋白在幼年和复壮的植物组织中含量大,因此呈现出根部高于冠部的趋势<sup>[32-33]</sup>。可溶性糖含量在3年生、15年生及300年生楸树叶片中均呈现出冠部大于根萌条的趋势,这与张义等<sup>[23]</sup>对毛桃(*Prunus persica*)幼苗不同部位叶片可溶性糖含量比较试验中,中部活性高于下部的结论相似。SOD作为细胞中重要的保护酶,可以清除自由基和活性氧,防止膜的损伤和破坏。同一年龄不同部位的楸树叶片各生理指标整体表现为,冠部组织相对于根部组织成熟,冠部自由基含量较高。张才喜等<sup>[33]</sup>研究发现,植株幼年组织较成熟组织自由基存在较少,随开花能力的获得,自由基逐渐增多,因此多年生实生树随叶位的上升,SOD活性逐渐降低,与本研究结果相似,即3年生、15年生及300年生楸树SOD活性均呈现出冠部<根萌条。有研究发现,同一株树不同生长部位POD活性也有差异,其中冠部生长迅速,对POD的需求与合成量相对较高<sup>[34]</sup>,本研究结果也证实了这一点。卡德·艾山等<sup>[35]</sup>发现POD一般在老化组织中活性较高,幼嫩组织中活性较弱,与本研究根部叶片具有较低POD的结果相同。

## 参考文献:

- [1] 郝明灼. 中国楸树种质资源分布及遗传多样性分析[D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
- [2] 王军辉, 吴丽华, 林娟. 生长素对楸树不定芽的诱导和增殖培养影响的研究[J]. 林业科技, 2011, 36(1): 1-4.
- [3] 程程. 国槐古树光合特性和生理特性的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [4] 王良桂, 杜旭华, 王顺财, 等. 不同楸树品种(类型)嫩枝扦插生根能力及扦插繁殖技术[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32(5): 127-130.  
WANG L G, DU X H, WANG S C, *et al.* Study on the rooting ability of different varieties(types) *Catalpa* spp. and its unlig-nified branch cutting technique[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition, 2008, 32(5): 127-130. (in Chinese)
- [5] 康向阳. 关于无性系林业若干问题的认识和建议——以杨树为例[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 1-7.  
KANG X Y. Cognition and suggestions on some issues related to clonal forestry: taking poplar as an example[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(9): 1-7. (in Chinese)
- [6] 洪汉辉, 康向阳, 汪晓峰. 年龄效应对白杨硬枝扦插苗生长及其茎皮部解剖结构和叶片生化指标的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(2): 274-281.  
HONG H H, KANG X Y, WANG X F. Impact of age effect on growth traits, anatomical structure of bark and biochemical parameters of leaves in hardwood cuttings of white poplar [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(2): 274-281. (in Chinese)
- [7] 王军辉, 张建国, 张守攻, 等. 青海云杉硬枝扦插的激素、年龄和位置效应研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2006, 34(7): 65-71.  
WANG J H, ZHANG J G, ZHANG S G. Research of hormone, age and position effect of hardwood cutting in *Picea crassifolia* Kom[J]. Journal of North west of A&F University: Natural Science Edition, 2006, 34(7): 65-71. (in Chinese)
- [8] 张海娜, 李金才, 李存东, 等. 植物叶片衰老的生理和分子基础[C]// 北京: 作物逆境生理研究进展——中国作物生理第十次学术研讨会文集, 2007.
- [9] 林植芳, 林桂珠, 李双顺, 等. 衰老叶片和叶绿体中超氧阴离子和有机自由基浓度的变化[J]. 植物生理学报, 1988, 14(3): 32-37.  
LIN Z F, LIN G Z, LI S S, *et al.* Changes of concentration of superoxide anion and organic radical in senescent leaves and chloroplasts[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1988, 14(3): 32-37. (in Chinese)
- [10] 何英姿, 刘忠敏. 古白皮松衰老机理的研究[J]. 广西工学院学报, 1997, 8(4): 78-82.
- [11] 李栋栋, 罗自生. 植物衰老叶片与成熟果实中叶绿素的降解[J]. 园艺学报, 2013, 40(10): 2039-2048.  
LI D D, LUO Z S. Chlorophyll breakdown in plant senescent leaves and ripening fruit [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(10): 2039-2048. (in Chinese)
- [12] 李东林, 严景华, 曹恒生, 等. 黄山松不同龄阶针叶衰老指标的比较研究[J]. 林业科学研究, 1998, 11(2): 218-221.  
LI D L, YAN J H, CAO H S, *et al.* Some senescence characteristics of the leaf of *Pinus taiwanensis* [J]. Forest Research, 1998, 11(2): 218-221. (in Chinese)
- [13] BISWAS A K, CHOUDHURO M A. Mcchir inhibitors in plants[J]. Ann Rev Plant Physiol, 2003, 24: 173-196.
- [14] 乔燕祥, 周建萍, 田齐建, 等. 大豆种子老化过程中生理特性变化的研究[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(5): 104-108.  
QIAO Y X, ZHOU J P, TIAN Q J, *et al.* Changing of physiological characteristics of soybean seeds in aging course [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2010, 11(5): 104-108. (in Chinese)
- [15] 敖展雄, 武晓春, 宫莉霞, 等. 保鲜剂对菊花切花衰老过程中生理变化的影响[J]. 中国农学通报, 2019, 35(22): 53-59.  
AO Z X, WU X C, GONG L X, *et al.* Effect on physiological

- changes of chrysanthemum cut flowers during senescence with antistaling agent [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(22): 53-59. (in Chinese)
- [16] 杨江山, 常永义, 种培芳. 樱桃不同节位叶片光合特性与解剖特征比较研究[J]. 果树学报, 2005, 22(4): 22-25.
- YANG J S, CHANG Y Y, ZHONG P F. Studies on the photosynthetic characteristics of leaves at different node positions and their comparative anatomy of sweet cherry [J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(4): 22-25. (in Chinese)
- [17] 石灵玉. 乌拉尔甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) 不同部位叶片间集盐、泌盐与光合气体交换能力的比较[D]. 石河子: 石河子大学, 2017.
- [18] 郭长花. 白杨年龄与位置效应的生理生化机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [19] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [20] MONAGHAN P, CHARMANTIER A, NUSSEY D H, *et al.* The evolutionary ecology of senescence[J]. Functional Ecology, 2008, 22(3): 371-378.
- [21] 王旭军. 不同类型水稻根系生理特性及其与地上部关系的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2005.
- [22] 解春霞, 刘云鹏, 陈红威, 等. 施肥处理对杨树黄化苗木叶部氧化酶及叶绿素含量的影响[J]. 江苏林业科技, 2011, 38(6): 7-11, 18.
- [23] 张义, 赵金萍, 曾令强. 淹水胁迫下毛桃幼苗不同部位叶片的生理反应[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(31): 17365-17366.
- [24] 谭健晖. 插条母株年龄对巨尾桉幼林抗氧化生理的影响[J]. 林业科学, 2007, 43(4): 43-49.
- TAN J H. Effects of the age of the ortet on oxidize-resistant physiology of young forest of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* [J]. Scientia silvae sinicae, 2007, 43(4): 43-49. (in Chinese)
- [25] 王巧. 泰山油松古树衰老机理与树势评价[D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [26] 孙红春, 冯丽肖, 谢志霞, 等. 不同氮素水平对棉花不同部位——铃叶系统生理特性及铃重空间分布的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(8): 1638-1645.
- SUN H C, FENG L X, XIE Z X, *et al.* Physiological characteristics of boll-leaf system and boll weight space distributing of cotton under different nitrogen levels[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(8): 1638-1645. (in Chinese)
- [27] 刘西平, 胥耀平, 王姝清, 等. 低温胁迫下栎树幼苗衰老与膜脂质过氧化关系[J]. 西北林学院学报, 1995, 10(4): 72-75.
- LIU X P, XU Y P, WANG S Q, *et al.* The relationship of senescence and membrane lipid peroxidation of leaves of *koeleria paniculata* under low temperatures [J]. Journal of Northwest Forestry University, 1995, 10(4): 72-75. (in Chinese)
- [28] 邬飞波, 成灿土, 许馥华. 氮素营养对短季棉生理代谢和产量的影响[J]. 浙江农业大学学报, 1998, 24(3): 241-247.
- [29] 张劲, 刘勇, 薛敦孟, 等. 毛白杨无性繁殖材料老化与复壮研究[J]. 西北林学院学报, 2017, 32(4): 87-91, 171.
- ZHANG J, LIU Y, XUE D M, *et al.* Aging and rejuvenation pattern of reproductive material of *Populus tomentosa* Sprouts [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(4): 87-91, 171. (in Chinese)
- [30] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 等. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO<sub>2</sub> 的响应[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 34-40.
- SU P X, ZHANG L X, DU M W, *et al.* Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO<sub>2</sub> enrichment [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(1): 34-40. (in Chinese)
- [31] MARIE-CLAUDE BON, FRÉDÉRIQUE RICCARDI, OLIVIER MONTEUUIS. Influence of phase change within a 90-year-old *Sequoia sempervirens* on its in vitro organogenic capacity and protein patterns. 1994, 8(6): 283-287.
- [32] HUANG L C, PU S Y, MURASHIGE T, *et al.* Phase- and age-related differences in protein tyrosine phosphorylation in *Sequoia sempervirens* [J]. Biologia Plantarum, 2003, 47(4): 601-603.
- [33] 张才喜, 李载龙, 陈大明. 湖北海棠阶段转变的生理基础[J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(1): 57-59.
- ZHANG C X, LI Z L, CHEN D M. Physiological basis of phasic change in *Malus hupehensis* (Panlp.) Rehd [J]. Journal of Plant Resources And Environment, 2001, 10(1): 57-59. (in Chinese)
- [34] 刘云鹏, 徐福元, 朱兴俊, 等. 杨树黄化苗木叶部氧化酶及MDA响应特征[J]. 林业科学研究, 2010, 23(3): 355-361.
- LIU Y P, YU F Y, ZHU X J, *et al.* Oxidases and MDA response characteristics in poplar yellow seedling leaves [J]. Forest Research, 2010, 23(3): 355-361. (in Chinese)
- [35] 卡德·艾山, 胡西旦·买买提, 玛丽娅·沙塔尔. 低温对库勒勒香梨不同部位抗氧化酶活性的影响[J]. 农产品加工·学刊, 2012(6): 74-76, 85.