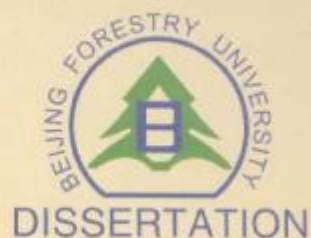


分类号

UDC



## 学位论文

### 绿竹遗传多样性与优良地理种源选择的研究

(中文题名)

### Genetic Diversity and Selection of Super Geographical Provenances of *Dendrocalamopsis oldhami*

(英文题名)

郑 蓉

(作者姓名)

指导教师 方伟教授

申请学位级别 博士

学科专业名称 森林培育

研究方向 竹林经营与利用

论文提交日期 2008年5月

论文答辩日期 2008年6月

学位授予日期 2008年6月29日

答辩委员会主席:

李友钦

评阅人:

## 独 创 性 声 明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下（或我个人……）进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得北京林业大学或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

签 名： 郑 岩      日 期： 2008. 6. 19

## 关于论文使用授权的说明

本人完全了解北京林业大学有关保留、使用学位论文的规定，即：学校有权保留送交论文的复印件，允许论文被查阅和借阅；学校可以公布论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存论文。

(保密的论文在解密后应遵守此规定)

签 名： 郑 岩      导师签名： 方 伟      日 期： 2008. 6. 19

## 摘要

绿竹 (*Dendrocalamopsis oldhami*(Munro) Keng f.) 是我国南方重要的经济生态型丛生竹之一, 在中亚热带以南地区有广泛分布, 各地理区域表现出植物形态、生理生化、笋品质和适应性等差异, 针对目前绿竹引种的局域性和盲目性等问题, 为明确其遗传基础及生态适应范围, 本研究在绿竹资源的表型、笋品质、DNA 分子标记分析基础上, 收集国内主要产区的绿竹地理种源进行造林试验, 从造林成活、生长物候、产笋性能、越冬生理、生态适应性等方面系统研究, 综合评价出优良地理种源/单丛:

1、对 12 个产地绿竹的表型性状与笋品质分析表明, 绿竹资源具有较为丰富的形态性状和品质性状的多样性。12 个主要形态学性状的变异系数为 5.5~27.2%, 表明不同产地绿竹、不同性状之间存在差异, 其中枝下高、叶片长、叶片宽、胸径、竹高等变异系数大于 10%; 竹高、枝下高分别与叶长、叶宽的相关性达显著极显著水平, 叶长、节数与竹高也具有显著相关性, 这些性状也是衡量绿竹生产性能和适应性的重要形态指标。聚类图表明各地绿竹生长性状、笋养分指标呈现出一定地域性差异, 但不明显, 典型相关分析进一步反映笋营养成分与土壤养分指标有关联性。

2、以各地绿竹 21 个样品及其 2 个近缘种为 DNA 提取材料, 初步建立了 AFLP 体系, 选用的 20 对选择性引物组合通过该体系对 23 个样品扩增, 银染后得到较清晰的条带, 并明显区分出 2 个近缘种, 但绿竹样品之间扩增产物尚未检测出差异性条带。

3、对 GenBank 中绿竹 (*Bambusa oldhamii*) EST 数据库中的序列分析设计出 16 对引物。选择 5 对引物的 PCR 产物完成测序, 含有预测的 SSR 位点, 2 对引物在 24 个样品中扩增产物没有位点的多态性, 3 对引物扩增的位点在广州绿竹、乌脚绿竹 (*Dendrocalamopsis edulis*) 和苦绿竹 (*D. hasihirsuta*) 样品中有多态性。

4、自然变温条件下, 绿竹地理种源的保护酶活性、可溶性蛋白、可溶性糖含量、叶绿素含量及叶绿素荧光参数比较分析得, 抗寒性从强到弱依次为: 温州绿竹>福安绿竹>尤溪绿竹>漳州绿竹, 隶属度值分析也表明温州绿竹抗寒性稍强, 证实了绿竹越冬能力与其原产地环境是相适应的。

5、绿竹地理种源试验各测定指标与遗传效应分析表明, 2 个试验点各地理种源的造林成活率差异较大, 但出笋物候期无显著差异。9 个供试种源在漳州均能正常生长, 较好地适应引种地生态气候条件; 幼林期与成林期的直径生长种源间差异显著;

笋产量的稳定程度大小依次为 D2、D3、D1、D5、D7、D9、D6、D4、D8，随着竹林郁闭成林后，各种源的笋产量逐步趋向稳定；各种源年平均叶面积指数、叶绿素含量、光合速率、呼吸速率等指标也均存在一定的差异，但不同指标的种源排序各异。应用五分评定法对地理种源的生态适应性、产笋性能的评定结果与运用主成分分析 9 个主要产量性状的结果基本一致，筛选出适合在南亚热带栽培的优良绿竹种源与单丛，入选地理种源有 D1、D2、D9、D6、D7、D5，入选单丛有 D2-6、D7-9、D3-10、D5-11 等，主要性状的现实增益在 6.2%-34.6%之间。

**关键词** 绿竹，形态性状，笋品质，DNA 分子标记，地理种源，综合评价

## Genetic Diversity and Selection of Super Geographical Provenances of *Dendrocalamopsis oldhami*

Doctoral Candidate: Zheng Rong  
(Management and Utilization of Bamboo)  
Directed by Professor Fan Wei

### ABSTRACT

*Dendrocalamopsis oldhami* is one of the important economical and ecotypic species of clumpy bamboo in south China, which is widely distributed in the southern regions of mid-subtropics, and there are different cultivation qualities in all planting regions. In order to settle the introduction problem and know heredity foundation and the range of ecological adaptation, the traits on phenotypic, qualities of shoot and DNA genetic marker were analyzed in all resource, geographic provenance that distributed in the main production region of China were collected for forestation, and excellent provenances were evaluated by growth period, production performance, ecological adaptability, etc.

1. Phenotypic traits and qualities of shoot were studied among 12 provenances. The result showed that diversity of morphological and economic traits of *D. oldhami* are abundant. 12 main coefficient of variation(CV) of morphological traits are range 5.5% to 27.2%, the CV of live branch height, length and width of leaf, diameter of breast height, tree height are more than 10%. The significance level of correlation are different between botanic phenotypic traits of *D. oldhami*. The correlation between tree height, live branch height and length of leaf, width of leaf were significant and great significant, and significant between length, numbers of pieces and tree height, these traits are important morphological indicators about yield capability of *D. oldhami*. According to clustering analysis, the growth traits of bamboo and qualities of shoot are a few difference from different original, and there is certain correlation depended on soil and climate environment.

2. An AFLP analysis system is established for genomic DNA of 21 specimens from geographic provenances of *D. oldhami* and 2 species of *Dendrocalamopsis*. The 23 samples can be amplified by this system with twenty couples of selective primers. Obvious silver-staining bands can be found by electrophoresis separation with 6% metamorphic polyacrylamide gel in PCR production, and 2 species of *Dendrocalamopsis* can be distinguished easily. Whereas, there are a few polymorphic band among the amplification production in the samples.

3. According to the Expressed Sequence Tags(EST) database about *Bambusa oldhamii* in GenBank, sixteen couples of primers were designed. The amplified production of PCR by 5 couples of primer were complete mapped genome, there were simple sequence repeats(SSRs) markers. Twenty-four specimens of genome DNA were tested by 5 couples of primer, no polymorphic bands be found through the amplified productions by 2 couples of primer, and none of 21 samples except samples from

Guangzhou provenance, samples of *Dendrocalamopsis edulis* and *D.basihirsuta* by 3 couples of primer.

4. Under overwintering condition, the properties were analyzed including the activity of protective enzymes and the content of soluble protein, soluble sugar, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters from different provenance. The range of cold resistance of provenance are as follows: Wenzhou> Fuan> Youxi >Zhangzhou, and the membership degree value from Wenzhou is much higher than from others, that is the best explanation of higher cold resistance from Wenzhou than from others.

5. The results of evaluation on traits and genetic parameters shows that the survival rates of planting are different among geographic provenances in 2 test sites, the period of shoot growth are similar, 9 provenances accomplished normal growth, and easily adapted to the ecologic climate conditions in Zhangzhou site. The height and diameter growth were significant difference between the youth and adult forest. The stability of shoot products were analyzed, the value from high to low as follows:D2, D3, D1, D5, D7, D9, D6, D4, D8. Overall, the shoot products tend to be stable after the crown closed. The result of study on traits of leaf shows that there are difference of leaf area index, chlorophyll content, photosynthesis rate, and respiration rate between different provenance, and the difference of orders of different index. The same results were brought not only by five-grade evaluation on ecological adaptability and ability of shoot yield, but also by principal component analysis on main traits. Superior provenances adapting to the south of sub-tropic were selected, and the practical plus range from 6.2% to 34.6% in average.

**Keywords:** *Dendrocalamopsis oldhami*, morphological trait, shoot quality, DNA markers, geographic provenance, comprehensive evaluation



# 目录

1 研究现状与立项依据.....	1
1.1 研究现状.....	1
1.1.1 绿竹研究进展.....	1
1.1.2 遗传标记在竹类植物种质资源鉴定技术中的应用.....	7
1.1.3 AFLP 与 EST-SSR 标记应用.....	13
1.1.4 竹类植物低温胁迫的影响研究.....	14
1.1.5 竹类植物种源试验.....	17
1.2 立项依据与日的意义.....	19
1.2.1 立项依据.....	19
1.2.2 研究的日的意义.....	19
2 研究方法、技术路线与研究内容.....	21
2.1 研究方法与技术路线.....	21
2.2 主要研究内容.....	21
3 绿竹资源表型与笋品质变异研究.....	23
3.1 材料与方法.....	23
3.1.1 材料的选择.....	23
3.1.2 调查内容与方法.....	23
3.1.3 实验仪器和试剂.....	26
3.1.4 数据分析.....	26
3.2 结果与分析.....	26
3.2.1 形态学特性的地理变异.....	27
3.2.2 竹笋营养品质的地理差异.....	34
3.3 小结.....	48
3.3.1 绿竹表型的多样性研究.....	48
3.3.2 绿竹笋品质多样性研究.....	48
3.3.3 品质与土壤相关分析.....	49
4 绿竹资源 AFLP 与 EST-SSR 变异研究.....	51
4.1 材料与方法.....	51
4.1.1 实验材料.....	51
4.1.2 野外取样方法.....	51
4.1.3 主要试剂与仪器.....	52
4.1.4 基因组 DNA 提取.....	53
4.1.5 AFLP 银染体系的建立.....	53
4.1.6 EST-SSR 标记的开发.....	57
4.2 结果与分析.....	60
4.2.1 样品基因组 DNA 比较.....	60
4.2.2 酶切连接效果比较.....	61
4.2.3 预扩增比较.....	62

4.2.4 选择性扩增比较.....	63
4.2.5 RST-SSR 的应用.....	65
4.3 小结.....	67
4.3.1 基因组 DNA 提取分析.....	67
4.3.2 AFLP 分析.....	67
4.3.3 EST-SSR 分析.....	69
5 绿竹越冬生理的多样性研究.....	71
5.1 材料及方法.....	71
5.1.1 试验地自然概况与造林设计.....	71
5.1.2 试验材料与方法.....	71
5.1.3 研究指标的测定方法.....	72
5.2 结果与分析.....	75
5.2.1 福安试验点越冬的温度变化.....	75
5.2.2 越冬过程叶片保护酶活性的动态变化.....	75
5.2.3 越冬过程叶片渗透调节物质含量的动态变化.....	77
5.2.4 越冬过程绿竹叶片叶绿素含量的动态变化.....	79
5.2.5 越冬过程中叶绿素荧光参数的动态变化.....	80
5.2.6 越冬生理的综合评定.....	87
5.3 小结.....	88
6 绿竹地理种源的评价与选择研究.....	91
6.1 地理种源及试验地概况.....	91
6.1.1 绿竹种质资源的收集.....	91
6.1.2 试验地概况.....	93
6.2 试验设计与方法.....	94
6.2.1 试验材料与设计.....	94
6.2.2 调查内容.....	94
6.2.3 研究方法.....	96
6.3 结果与分析.....	97
6.3.1 生长性状的变异分析.....	97
6.3.2 生理特性的变异分析.....	105
6.3.3 遗传效应分析.....	111
6.3.4 五分法综合评定.....	112
6.3.5 多性状综合评价.....	120
6.4 小结.....	125
6.4.1 生长性状分析.....	125
6.4.2 叶片特性分析.....	126
6.4.3 遗传参数分析.....	126
6.4.4 五分评定法分析.....	127
6.4.5 多性状主成分分析.....	128
7 讨论与结论.....	129
7.1 讨论.....	129
7.1.1 绿竹种质资源的保护与利用.....	129
7.1.2 绿竹资源表型和分子水平的变异.....	129
7.1.3 绿竹地理种源生长生理生态的差异.....	130



7.1.4 绿竹地理种源/单丛竹的选择 .....	130
7.2 主要结论.....	131
7.3 主要创新点.....	132
7.4 研究展望.....	132
参考文献 .....	133
个人简介.....	143
导师简介.....	145
攻读博士学位期间获得成果目录.....	147
致谢.....	149

## 1 研究现状与立项依据

### 1.1 研究现状

#### 1.1.1 绿竹研究进展

绿竹(*Dendrocalamopsis oldhami* (Munro) Keng f.)属禾本科竹亚科(*Bambusoideae*)绿竹属(*Dendrocalamopsis*)之模式种,是绿竹属中品质最好,分布栽培最广的竹种,也是亚热带地区优良速生的丛生竹种之一,它具有易栽培,周期短,笋期长,笋味鲜美等特点。绿竹笋作为天然的绿色保健食品,深受到国内外人们的青睐,俗称“马蹄笋”;竹材是优良的造纸原料和建筑用材;竹叶则由东南亚作为绿色食品的包装材料,商品价值颇大;同时绿竹在绿化庭院、防止林火、防风固土等方面也发挥良好的生态与社会效益。就国内外近十几年对绿竹的研究综述如下。

##### 1.1.1.1 植物学特征与分类地位研究

绿竹,合轴丛生,竿高 6-12m,直径 3-9cm,幼时被白粉,粉退后呈绿色或暗绿色,节间圆筒形,长 20-35cm,通常邻近的节间稍作“之”字形曲折;箨鞘脱落性,箨耳近等大,椭圆形或近圆形,边缘生纤毛,箨舌宽约 1mm,近全缘或上缘呈波状,箨片直立,三角形或窄三角形;笋期 5-11 月;小穗卵状披针形,长不超过 3cm,宽 7-10mm,含小花 5-9 朵;外稃有小横脉,鳞被卵状披针形。在我国产于浙江南部、福建、台湾、广东、广西和海南等省区(中国植物志第九卷,1996)。

绿竹属分类地位一直存在争议。吊丝球竹和绿竹最早是 Munro 放在箬竹属(*Bambusa*)的种类(Trans.Linn.Soc.26:108-109.1868);到 1940 年,McClure 将绿竹归入发表的新属——蒸竹属(*Sinocalamus*),当时仅包含四个种:麻竹、吊丝球竹、绿竹与慈竹;1980 年,贾良智等提出将绿竹、吊丝球竹、大头典竹作为绿竹亚属(*Bambusa subg.Dendrocalamopsis*)归于箬竹属;1996 年,《中国植物志》又将其独立成单属——绿竹属,包括 9 个种 2 个变种,并为大多数竹子专家所认同,2001 年,英文版《中国植物志》22 卷将绿竹属重新归于箬竹属;王润辉等(2002)通过绿竹的叶表皮微态特征分析,认为将绿竹亚属置于箬竹属比单独成立绿竹属更为合理。

##### 1.1.1.2 适生分布与引种研究

绿竹在气候带上的自然分布区为中亚热带南部、南亚热带的北部和中部,主要分布于东南亚,印度、缅甸、孟加拉国、泰国、马来西亚和中国等国家,尤以中国为最多,主要在热带、亚热带丛生竹林区及华南丛生竹林亚区,华中亚热带混生竹林亚区南部的一些地方(中国植被,1980)。

我国绿竹适生于亚热带季风气候,经过多年人工栽培,已逐步向北推移至中亚热带南缘,栽培区内的年平均温度 18-22℃,一月平均温度 8-12℃,极端低温可抵-5℃,年降水一般在 1400mm 以上,相对湿度 75%以上均可。1988 年武夷山市在南岸沙洲试种绿竹,经过几年的引进栽培获得成功。杨文端(1994)报道了福建南平绿竹引种

全江西，在年降水量 1200mm 以上，最低气温不低于 -5℃，土壤立地条件适合的地区可以发展绿竹。柴学芹 (2002)，研究认为气温是绿竹适生范围的重要限制因子，绿竹引种至浙江的台州、舟山等地，在 1 月平均气温 6℃ 以南的地方可以栽种。

#### 1.1.1.3 生物学与生态学特性研究

绿竹生长发育规律是研究其生物学特性的基础和核心。1974 年，台湾 Liu 等对绿竹、麻竹等台湾重要竹种进行了立地与生长相关分析。金川 (1992)，研究得出浙江绿竹出笋期集中在处暑到立秋，出笋数量占 62.88%，占母株总数 39.77% 的一年生竹中，出笋数占全年的 93.3%。汪孝政 (1990)，研究了浙南地区绿竹笋的个体大小和单株笋重均呈抛物线状变化关系：笋—幼竹高生长历时 85d 左右，生长过程遵循慢—快—慢—停止的规律。高瑞龙 (2000)，报道了福建福安绿竹始发笋期为 5 月下旬，结束期一般在 10 月下旬，盛期中 7-8 月出笋量占 59.8%，且盛期笋较大。

生物量研究包括竹林与个体的生物量分配、生物量模型等方面。1998 年，周芳纯首先提出竹林结构的数学模型。郑郁善等 (1997, 1998)，研究了绿竹林各器官生物量分配顺序：秆 > 枝 > 叶，改进单纯形法优化参数后得到绿竹生物量模型为： $W = 0.2038901D^{2.770536}$ ，为生物产量估测的提供参考依据。林忠平 (2000)、何永东 (2001) 报道了绿竹杆材进行重量表的编制以及杆材重量模型优化的研究。陈礼光等 (2002)，研究在沿海沙地条件下，2 年生绿竹光合器官发育趋向完备，单株与林分生物量分配规律：秆 > 竹根 > 竹蔸 > 枝 > 叶。

此外，林益明等 (1998)，研究了闽南绿竹林的细根生物量为  $9761\text{kg}/\text{hm}^2$ ，一年的细根生物量有一定的季节变化，在春季最大；一年间的细根生长量为  $3537\text{kg}/\text{hm}^2$ ，其中 5 月为最大值，细根的周转率为 0.46 次/年，半分解期为 230d；还分析华安县绿竹林各组分的灰分含量在 3.82%—17.66% 之间，差异较大，秆的灰分含量最低，叶的含量最高；干重热值在  $16625.5$ — $18648.2\text{J}/\text{g}$  之间，细根值最低，秆值最高；一年间绿竹叶的干重热值在冬季最低，而细根分解过程中干重热值呈现上升而后下降的趋势。郑维鹏等 (2004)，分析绿竹种源含水率：竹枝为 50%-60%，竹叶为 55%-70%，竹秆为 40%-50%，地下部分含水率大于地上部分；随着竹龄增大，绿竹的不同器官的含水率逐渐降低；生物量与持水量呈正相关关系。

#### 1.1.1.4 生理生化特性研究

竹类植物中矿物含量和有机化合物成分是竹子生长发育的物质基础。林益明等 (1998)，研究了闽南绿竹林硼、铜、锌、锰、镉等元素的含量特征、释放与累积过程、年动态及 C/N。研究认为，合理施肥能明显提高竹笋 N、P、K、蛋白质和蛋白质水解氨基酸含量，降低糖分含量，提高笋品质。有研究指出绿竹笋富含的蛋白质与膳食纤维，呈现鲜味的谷氨酸和天冬氨酸的含量非常高，且和可溶性糖的独特配比使得呈现独特的鲜味 (肖丽霞, 2004)。

在绿竹生长发育的生理过程中，一旦环境适宜就会开花结实，开花原因与竹林的

水分、养分以及管理有关。研究表明,开花绿竹较未开花绿竹的叶重减小 12.75%,叶绿素 a、叶绿素 b 分别减少 15.4%和 45.85%;开花竹的同化能力降低,异化能力增强等特点(高培军,2002)。在盐分胁迫下,绿竹叶片 RWC、WSD、叶绿素含量降低;发生过氧化反应生成 MDA,导致质膜透性受到破坏;当盐分质量分数 $>0.4\%$ 绿竹的生长会受到抑制(邓容妹,2002)。

竹叶是光合作用的器官,叶面积指数大小直接关系到竹林同化光能的数量,叶面积与直径通过植物内部复杂的生理生化作用产生必然的相关性(查林根,1999),绿竹林叶面积指数以 7 左右为合理(黄克福,2000)。

#### 1.1.1.5 分子遗传学研究

分子标记作为一种新型的遗传标记技术,已研究应用在竹子种质资源、分类、分子遗传育种等方面。吴益民(1998),对绿竹等 4 个种进行 PCR 扩增,构建 RAPD 指纹图谱,为今后竹子遗传性状改良提供了分子鉴定基础。余学军等(2006),利用 RAPD 技术分析 22 个绿竹样品基因组 DNA 多态性,聚类结果将供试样品分成三大类,遗传距离为 0.1222-0.8154。

#### 1.1.1.6 竹林经营管理技术研究

##### (1) 良种繁育技术

绿竹在我国人工栽培历史悠久,栽培范围不断扩大,受到自然环境和栽培技术等影响,其形态或笋品质存在一些差异。缪妙青(2003),在福建福安市的绿竹不同农家品种中,初步选择出绿绿 1 号品种,其笋期长、产量高、质量好、风味美,为当地首选品种。

绿竹常用的繁育方式分蘖法、主枝和次生枝扦插、埋秆、埋节和组培法。杨长习等(1997),应用绿竹侧枝扦插育苗方法比传统的分蘖法提高母竹利用率达 15 倍以上,降低成本,操作简单,为规模化造林提供充足的竹苗。此外采用带节主枝扦插技术、ABT 生根粉处理技术也取得良好的扦插效果(方伟,1999;陈武彬,2000;金爱武,2001;余学军,2005)。朱玉球等(2003),提出将当年移栽成活的绿竹试管苗作为绿竹采穗圃或母竹园的材料之一。

随着组织培养技术的成熟,竹子组培作为快速繁殖的一种手段具有明显的优越性,也为现代生物技术研究提供基础条件。研究表明,丛生竹的 1 个芽通过组培 1 年内至少可繁殖 10000 丛苗,而 1 根竹子用节育苗繁殖 1 年内只能繁殖 5-10 丛苗(欧阳平,2002)。1995 年对麻竹、绿竹等 4 种竹种的离体快速繁殖取得成功,完成了幼年竹外植体选择、消毒、丛芽诱导、增殖、壮苗、生根、移栽等关键技术的研究,为竹子工厂化育苗打下坚实基础,芽增殖 2~5 倍/月,生根率最高可达 90.3%,移栽成活率平均 70%(张光楚,2000);吴益民等(2000),建立的孝顺竹、绿竹、乌脚绿竹分散性良好的悬浮细胞系,为今后竹子基因工程育种与提高竹类植物遗传品质带来了契机。

国外应用组织培养技术开展绿竹研究较多, Yeh (1986), 利用绿竹的体细胞胚芽培养出愈伤组织, 并获得再生植株。从1982年开始, Huang以绿竹等竹种的顶端分生组织为外植体, 在含细胞分裂素的培养基中诱导产生芽获得成功; 1989年选取茎尖生长点组织, 获得绿竹脱毒苗; 1990年又通过绿竹细胞悬浮培养原生质体, 获得愈伤组织。Sirikuly (1997) 研究了茎段离体快繁技术体系。Ho (1998)通过11年生绿竹的离体花序培养获得了再生的绿竹苗。

## (2) 竹林营造技术

在绿竹栽培适宜的区域内选择好造林地是决定造林成败、产量高低的重要因素, 理想的造林地一般在 500m 以下, 山地、平原、溪河两岸, 冲积地均可种植, 以土层厚、富含腐殖、土壤质地疏松, pH 值 4.5-7 的土壤为最好。金川(1997), 研究指出绿竹能够耐受土壤含盐量 0.41% 以下, 可为沿海滩涂的经济防护林树种。董建文等(2000), 研究发现山地集约经营的绿竹林从林分结构特点上表现一定程度的散生性, 而河滩绿竹表现为较强的丛生现象, 山地 I、II 级地比河滩地增产 36.08%, 山地 I、II 级和河滩 II 级是理想的造林地。但随着土地资源的减少, 大面积的商品性绿竹林基地正向山地发展, 可选择山谷地带, 靠近山边的山脚地带。缪妙青(2002), 研究表明山地 I 级地比河滩 III 级地增产 36.08%, 因此, 山地 I、II 级和河滩 I 级是绿竹理想的造林地。

造林地清理与整地、造林季节的选择也能有效提高造林质量, 提高绿竹造林成活率的关键措施在于选择优质竹苗、整地、施穴底肥、适时早播等技术(董连诗, 2004)。秦双林(2004), 研究采用林地覆盖和提前晒日对竹笋早出效果明显, 3 月初晒日 20d, 可提前出笋 36d, 笋期延长 32d; 2 月中旬以麦糠覆盖 30cm 厚可提前出笋 57d, 笋期延长 17d; 其次, 土壤水分供应对笋期影响不显著, 但显著提高了出笋数量和竹笋产量、质量。

## (3) 竹林丰产培育技术

竹林要达到优质、高效、丰产, 必须紧紧围绕改善竹林生长环境(松土、灌溉、施肥等)和调整竹林群体结构(疏笋育竹、扩笋养竹、合理采伐等)。因此, 绿竹林的科学管理关键技术, 应包括: 调整林分结构技术、留养新竹技术、抚育管理技术、竹笋生产技术、老竹淘汰技术、病虫害防治技术等等(金川, 1992; 郑天汉, 1997)。

竹林结构调整是竹林丰产的核心, 与竹林丰产栽培相关的因子有: 竹林年龄结构、从立竹数、竹林密度、笋产量等(董建文, 2000)。研究表明, 1、2 年生竹平均每株产量多, 3 年生母竹开始趋于衰老, 因此在生产上多保留至 2 年生母竹, 从内松数以 4-7 株左右较为理想, 即每丛留新竹 2-4 株为宜。雷泽兴(2001), 提出绿竹高脚竹林密度结构以 500 丛/hm<sup>2</sup>, 每丛保持 6 株(年留笋养竹 3 株)最为适宜。

目前绿竹林的定向培育目标多以笋用林为主, 在这方面的的研究报道较多。潘永春(1997)提出幼竹在冬春以迟效肥为主, 春夏以速效肥为主, 施肥结合松土, 适从



“近笋从浅，远笋从深”的原则。李建江（1997）、肖丽霞（2005），研究了绿竹笋用林的高产栽培技术，包括竹苗的繁育、林分结构调整、土壤管理等。陈双林（2005）以林分结构因子组合处理为手段，建立从立竹度 7114-8694 株/hm<sup>2</sup>，立竹胸径 4-5cm，N/S 比 4.5-5.5，1-2 龄立竹各占 50%的笋用林丰产林分结构，调控后第 2 年竹笋增产 134.4%，提出了丛生竹散生状培育的研究；蔡余钊（2003）针对浙南地区绿竹笋用林，提出造林、抚育培笋、水肥管理、竹林结构调整、竹笋产期调整等栽培技术。此外，针对福建漳州绿竹笋品质问题，一是化肥等施用不合理；二是农药使用不当；三是绿竹基地选择不妥，专家提出相应对策为基地选择，合理施肥，病虫害防治，水分管理等技术（陈恩海，2004）。

#### （4）施肥管理技术

20 世纪的 80 年代末至 90 年代初，我国开展了培肥对发笋的影响、肥效持续期限、培肥的数量化等研究（郭起荣，2001）。在绿竹生态最适区的福安市，研究者进行了绿竹林施肥研究，结果表明菜籽饼肥对绿竹产量的提高最好，每株绿竹产笋达 0.81kg，其次为复合肥和尿素，施肥次数增加，笋产量及单个笋重增加明显，效果达显著水平（缪妙育，2000）。人类尿增产效果也好于复合肥、尿素（林志方，2002）。在山地绿竹造林时应施用基肥，以过磷酸钙、复合肥为基肥效果最佳。通过建立山地绿竹施肥与经济收益的数学模型，筛选出专用复合肥最佳配方，平均经济效益可提高 20%左右（张国防，1999）。

#### （5）低产林改造

一般而言，绿竹的笋、竹产量较高，即以光能利用率，对水、肥、气的同化率较高，如果绿竹笋产量  $\leq 2\text{t}/\text{hm}^2$  为低产竹林，造成竹林低产的原因：林分结构不合理、缺乏科学管理等问题。浙江平阳地区低产绿竹林采用调整林分结构、散生状栽培、土壤处理、施肥、合理留母与更新等技术提高竹林产量（金川，1997）。福建省福安山地绿竹低产林改造试验表明，以施用菜籽饼肥效果最好，株数增长率为 63.14%，产笋量达 13.3kg/丛，新竹胸径达 5.5cm（刘旭光，2004）。

#### 1.1.1.7 加工利用研究

##### （1）竹笋的保鲜与加工

绿竹笋是营养丰富、美味可口的天然绿色食品，绿竹出笋期在 5-11 月，出笋盛期在高温季节，笋质鲜嫩，呼吸强度大，极易失水老化，变味，常温贮藏时间一般不能超过 1d，在销售范围与市场拓展受到极大的制约，通过保鲜与加工技术研究将有助于提高绿竹笋的经济价值。

竹笋保鲜中，研究者采用天然产物对绿竹笋进行保鲜处理，其中魔芋多糖、竹叶汁、中草药等生理活性物质对绿竹笋保鲜有良好的效果；采用聚乙烯薄膜包装在 3℃ 条件下贮藏可达 24d 以上（李艺雄，2000；曾竞华，2001；姜明木，2003）。潘斌（2000，2004）利用涂膜技术对绿竹笋进行速冻贮藏，保鲜期可达 20-30d，并利用绿竹笋加工



成即食笋丝、软包装罐头、酱笋及精醋笋等多种产品系列；贺筱蓉（2004），利用微波处理结合生物保鲜剂在 2-5℃ 的冷藏条件下保鲜 12-15d，水分和粗纤维含量几乎不变，总氮和总糖量损失率控制到 26.7% 和 21%。

竹笋加工研究，金川（1999），开展软装绿竹调味笋的加工技术研究，存放 6 个月后完好率为 91.6%，竹笋增值率和投资收益率达 144.1% 和 59.1%。林启训（2001），以脱水效率最高、能耗量最低、制品粗纤维及总糖质量分数变化最小为目标函数，制品色泽优良为约束条件，采用热泵干燥装置，优化出切分厚度为（2.5+0.5mm）的绿竹笋热泵脱水工艺方案：杀酶时间 90s、风温 65℃、风速 1.5m·s<sup>-1</sup>、装料量 3.4kg·m<sup>-2</sup>。张伟光（2005），将绿竹笋在沸水中热烫 7min，再经 0.15% 柠檬酸 10.02% 乙二胺四乙酸二钠溶液护色浸泡 3min，于 85-90℃ 干燥 3h 后，再于 60-65℃ 干燥 4h，能防止竹笋的变色现象；真空包装能有效防止贮藏中笋干的变色。另有研究认为绿竹笋经超高压处理后，在外观、营养成分保留等方面比传统的热加工处理好，保藏时间更长；真空冷冻干燥笋干颜色接近新鲜绿竹笋，柔软平整，有利于减小包装体积，而热干燥笋干颜色为浅褐色，坚硬干缩；并且前者的营养成分也远远高于后者（肖丽霞，2005）。2000 年，澳大利亚 Kleinhenz 分析了传统鲜笋保存时控制环境温度在 20-25℃，笋体在 6 天内水分减少 22.6±0.5%，保鲜期仅为 1d，而采用低密度聚乙烯包装袋能有效控制水分损失在 2.2±0.1%，保鲜期到 6d。

## （2）竹材的加工利用

绿竹每年要砍伐老竹，淘汰老竹的数量与每年留笋育竹数量相当，因此丰产绿竹林每年每公顷有 12000kg 的竹材产量；绿竹纤维含量较高，长宽比大，纤维性能较好，属中长纤维，纤维开发制浆是重要的开发方向。做好竹材的加工，充分利用资源的同时增加了竹农收益。

目前竹材制浆多采用机制竹浆法，1990 年，台湾 Ku 和 Wang 开展了台湾岛内的绿竹、麻竹等经济竹种制浆研究，进行加工利用技术的比较与评价。魏起华（1999），探讨了绿竹采用 MSS-AQ 法制浆具有高得率、高白度、高强度的特性，优于 KP 法制浆。另外利用竹材生产竹质人造板，是节约木材，以竹代木的重要途径之一。竹质人造板技术及产品出在上个世纪 80 年代，绿竹从材质性物理性质分析具有可行性，但目前未用于制作竹质人造板原料，有待进一步研究利用。

在其他竹产品利用研究方面，吴有恒（1999）以绿竹为原料制成活性木炭，平均得率 17.9%，对亚甲基蓝(0.15%)脱色力达 5ml，可代替部分活性炭。廖益强（2001）以绿竹屑、毛竹屑为原料的产品，脱臭能力与椰壳炭相当。

## （3）竹林生态效能研究

绿竹具有生物带防火效能，固土护岸的生态效益（陈成华，2003；陈淑华，2005）。邢伏宋（2004）认为应用滴灌技术种植绿竹治理坡地水土流失是可行的。

### 1.1.1.8 病虫害与防治技术研究

绿竹病虫害主要有竹青虫、竹螟虫、竹象虫、竹蚜虫,近年还发现有叶锈病、密竹链蚧等。主要防治技术有:加强竹林管理,对病虫害发生区进行卫生伐,改善林内通风透光条件;提高绿竹本身的抵抗能力,在林间一般使用化学喷雾和竹腔注射法,药物防治要综合考虑绿竹出笋期间和害虫生长发育规律;注重生物防治,发挥天敌的自然控制作用(马良进,2005)。

在台湾,绿竹滋生病虫害较为严重,直接影响了绿竹笋的产量与质量。Chen 在 1985 年开展了去病毒绿竹植株研究以及在组织培养中增加抗病毒药物的研究。Lin (1991, 1994) 开展台湾绿竹的病毒特性研究。

### 1.1.2 遗传标记在竹类植物种质资源鉴定技术中应用研究

生物多样性的研究和保护是目前世界关注的重点与热点问题之一,主要包括遗传多样性、物种多样性及生态系统多样性三个层次。其中,遗传多样性是指每种生物固有的特性,是长期适应与进化的产物,既是生物多样性的重要组成部分,又是生态系统多样性和物种多样性的基础,因此,遗传多样性对物种和群落多样性起着决定性作用,保护生物多样性最终即是保护其遗传多样性(Soltis, 1991)。广义的遗传多样性是指地球上所有生物所携带的遗传信息的总和,而狭义的遗传多样性是指种内不同种群之间或一个种群内不同个体的遗传变异。遗传多样性的表现形式是多水平的,主要包括形态水平、细胞(染色体)水平、生化水平及 DNA 分子水平等(Moritz, 1990)。通过遗传多样性的研究对于了解物种起源、种源的适应性、基因资源分布及基因资源保护等具有重要的理论和实际意义(葛颂等, 1994; 陈灵芝等, 2001; 夏铭, 1999)。

竹类植物是禾本科(*Gramineae*)竹亚科(*Bambusoideae*)植物的总称,全世界有竹类植物(不包括草本竹类)70 多属 1200 多种,主要分布在亚洲、非洲和拉丁美洲的热带、亚热带区域,竹类资源作为陆地上森林资源的重要组成部分,全球面积达 2000 万  $\text{hm}^2$  以上,包括中国在内的东亚季风区是竹类植物的中心分布区,由于多样性保护未引起足够的重视,一些竹种(如铁竹、箬竹等)正面临着生存的威胁,因此,保护与评价竹类植物种质资源的多样性越来越迫切。竹类植物依据其分类系统,包括种、变种、交型,还包括许多栽培类型、栽培变种等,竹类种质资源的鉴定已然成为资源开发利用的先决条件。

竹子研究中,首要突出的问题表现在竹子分类学研究。竹类植物因其独特生长发育规律,绝大多数竹种开花周期长,它们的生殖体各器官一时未必能见以,而且花小、特化,开花后常导致竹株乃至全林死亡,有的竹种开花但不结实,这些原因都决定了以花、果实等形态为主的传统植物分类方法对竹子分类研究带来重重困难。为此众多分类学家就选择竹类营养体中比较稳定的特征,辅助作出鉴别与命名。

由于分类系统的不同,一些属的系统位置就会发生变化,而且竹类植物外部形态易受环境因素及个体发育情况的影响,其分类的可靠性也会受到不同程度的限制,同

一竹种的花枝和营养体被分别发表为新种,甚至在不同的属内作为新种发表;很多竹种可能会在不同的名称下加以描述,或者以同一名称来命名颇不相同的竹种(Grosser, 1971)。另外,竹类研究界对属的界限范围,竹种间形态性状变异的允许范围等也缺乏一致的标准。如散生竹的分布范围广泛,其形态特征表现错综复杂,属间界限连续不断(陈守良, 1983);散生竹分类中最大的问题反映在青篱竹属(*Arundinaria*)分类的混乱上(杨光耀, 1993)。为此,传统的竹子分类在学术上的争议一直存在而无法解决(江泽忠, 2003),并形成各自的分类派系。

#### 1.1.2.1 形态标记

形态学标记是那些在植物生长发育过程中,用肉眼能观察到的植物学特性和形态学特征,它是基因型的表现型。通常所用的表现型性状主要有两类,一类是符合孟德尔遗传规律的单基因性状(如质量性状、稀有突变等);另一类是多基因决定的数量性状(如株高、种子大小等)。

竹类分类学者借助运用营养体中比较稳定的特征来辅助竹类植物的分类,现有竹类植物分类系统可分为两大类:一类是以花、果为主要分类依据的分类系统, Munro 系统为基础;另一类是以耿氏分类系统(1957)为基础,将生殖器官中的花序类型与地下茎类型和分枝类型等营养体特征相结合,作为分类等级的依据。自 1788 年 11 月瑞典人 Retzius 发表鞭竹属的先驱属名(*Bambos*)以来,在此期间世界各国植物学分类者发表的竹亚科各属名达 150 个以上(含草本竹),中国竹类分类专家耿伯介教授 1982-1984 年在《竹子研究汇刊》发表了木本竹类植物有效属名 78 个,最后整理发表于《中国植物志》第九卷第一分册。王正平(1997)以地下茎、秆、枝、芽、秆箨等作为鉴定和分类的重要依据,认为花序及地下茎变异较为稳定,适用于属及属以上分类群的划分,并将国产竹亚科的属分为 4 族。张汉尧(2005)借助于数量分类学的手段研究云南部分竹种形态标记数量分类。

#### 1.1.2.2 解剖学与细胞学标记

解剖学的研究在竹种资源的鉴别上应用较早,也较为广泛。刘友全(1986)对竹类叶肉细胞的形态比较分析。耿伯介、温太辉(1989)依据竹类营养体(地下茎、芽和枝、秆箨、维管束解剖形态分类,得出中国竹类营养体分属检索表。方伟(1989)对部分国产竹材比较解剖研究。丁雨龙等(1994)研究表明叶的解剖构造在属间无明显的界限,认为单一地将竹子叶片某个部位的解剖构造的资料应用于竹类植物的系统分类意义不大。胡成华等(1990, 1994)对竹类植物根部解剖特征和果实胚胎学特征进行了研究。王润辉(2002)发现气孔保卫细胞乳突的数目和分布具有一定的分类价值;认为将绿竹亚属(*Bambusa* subgen)置于篱竹属(*Bambusa*)更为合理。

细胞学方法是从 20 世纪 30 年代兴起的一种利用染色体数目、核型、分带带型、减数分裂的行为分析等进行植物分类的方法,通过以染色体数目及其核型特征的差异分析鉴定植物种质材料亲缘关系,近代细胞学技术的发展促进其在植物分类鉴定中的

应用,染色体的数目、形态、大小、长度都可以作为划分种的依据,由于染色体制片技术和分辨率的限制,核型分析应用于种或种下等级鉴定中有一定的难度。随着植物染色体制片技术的日益成熟和各种分带技术、染色体原位杂交技术等的发展和应用,细胞学方法在将来可能会成为种质资源鉴定的一个有效手段。李秀兰(2001),对40种散生竹的染色体数目与中国13属94种丛生竹类的染色体数目研究认为竹亚科植物普遍存在多倍体、非整倍体和染色体结构变异等现象,散生竹的染色体基本为 $2n=48$ ,丛生竹为 $2n=70-2$ 。

#### 1.1.2.3 生化标记

生化标记是20世纪70年代开始应用于植物研究的,到目前主要应用于种质鉴定、雌雄株鉴别、研究系统与演化、种间亲缘关系的重要手段。1989年,李升峰就利用酯酶同工酶(EST)和过氧化物酶(POD)对青篱竹属中的竹种进行属种间亲缘关系的探讨。1992年,方伟等测定了5属28种竹叶的谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT)过氧化物酶和酯酶三种同工酶,结果表明,GOT同工酶比较稳定,对于竹子分属有较好的意义;POD与EST同工酶种间分化大,可作为竹子分种的参考依据。袁文海等(1993),对竹种20种3变种8变型的淀粉酶同工酶分析,发现绝大多数竹种均具有其特征性酶谱类型,在竹种鉴别上具有重要参考价值。卢艳花(1995),对大节竹属(*Indocalamus*)、唐竹属(*Sinobambusa*)、酸竹属(*Acidosasa*)三属13种散生竹作了过氧化物酶同工酶和酯酶同工酶的研究,提出POD和EST同工酶谱在一些外形相近的种与种之间有明显差异,可以作为鉴别这些种的参考依据;大节竹属和唐竹属同工酶谱不支持将两属合并的观点。吕文芳(1996)的研究认为毛竹的白笋与黄笋两类型之间的差异属可遗传的基因型差异,可作为分类依据。吴蓉等(1998),对雷竹实生苗之间过氧化物酶同工酶存在显著差异,雷竹子代与其亲本在快带区的过氧化物酶同工酶活性差异显著,其中实生苗过氧化物酶活性强度总趋势:慢带>中间带>快带。马宗艳(2007)等,对4种观赏竹生理特性(叶绿素含量、硝酸还原酶的活力、 $\beta$ -胡萝卜素含量、游离氨基酸含量等)测定结果表明,叶片中各物质含量随季节更替而发生有规律的变化,但种类不同,到达高峰期时间与年变化幅度存在一定的差异。

#### 1.1.2.4 DNA 分子水平标记

种质资源是发展农业生产和开展育种工作的物质基础,其研究工作包括搜集、保存、鉴定和利用等一系列工作,生物技术的发展为植物种质资源研究带来了巨大的变化,DNA分子标记技术的应用就是最为显著的变化之一。DNA分子标记是以DNA多态性为基础的一种遗传标记。它可以检测到植物体DNA水平上的差异(Debener, 2002),不因为生长阶段和环境因素的改变而改变。有研究表明,植物在长期进化过程中产生的可遗传变异都是由于DNA序列变异而造成(卢向阳, 2004)。

DNA分子标记与三种常规标记技术(形态标记、细胞学标记、生化标记)相比具有以下优点:1)多态性高;2)遍布整个基因组;3)检测手段简单、迅速;4)无基因



多效性；5)能够明确辨别等位基因；6)实验重复性好；7)直接以 DNA 的形式表现，避免时空限制。迄今已有 30 多种 DNA 分子标记技术相继出现，植物 DNA 分子标记技术及其应用研究也取得了令人瞩目的进展，广泛地应用于植物分类、亲缘关系、种质资源遗传多样性、系统演化及遗传育种等研究领域，目前常用有：RFLP、RAPD、SSR、AFLP 等。

#### (1) 分子标记种类概况

##### 1) 以分子杂交技术为核心的 DNA 分子标记

RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism, 限制性内切酶片段长度多态性) 是基于 Southern 杂交技术的分子标记, Bostein 和 White 于 1980 年利用 RFLP 构建人类遗传连锁图, 奠定分子标记技术研究的基础。其原理是检测 DNA 在限制性内切酶酶切后形成的特定 DNA 片段的大小, 具有共显性优点, 但其操作较复杂, 效率低, 成本高, 不易获得足够有效的探针。目前已在马铃薯、水稻、番茄等多种作物中构建了 RFLP 连锁图谱。

##### 2) 以 PCR 为基础的 DNA 分子标记

##### ①RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA, 随机扩增多态性)

1990 年 Williams 与 Welsh 首先创建 RAPD 技术, 通常采用 10 个碱基的寡核苷酸作引物, 不同来源的 DNA 与引物具有不同的结合位点, 在 RAPD-PCR 反应中可获得不同的扩增产物, 再经凝胶电泳分离, 这种标记继承了 PCR 的优点, 简便迅速, 实验成本低; 缺点是不能鉴别杂合子和纯合子, 重复性较差。

##### ②SSR(Simple Sequence Repeat, 简单序列重复)

在微卫星重复序列两翼的特定短序列设计引物, 可依据微卫星寡核苷酸的重复次数在同一物种不同基因型间的差异, 获得长度多态性。它是检测多态性的有效方法, 植物中被应用于遗传图谱的构建, 种质鉴定、杂交种纯度鉴定, QTL 分析及分子标记辅助育种等。与 SSR 关联的 DNA 标记种类有: 一是 ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat) 技术; 二是把 SSR 互补的寡核苷酸作为多位点 RFLP 技术中的探针; 三是 RAMS; 四是 RAMPs。

##### ③AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, 扩增片段长度多态性)

1993 年 Zabeau 和 Vos 首先发明, 将 RFLP 技术与 PCR 技术结合起来, 先将基因组 DNA 双酶切, 经 PCR 扩增后的限制性片段进行选择, 适用于分类研究及绘制品种的指纹图谱, 比 RAPD 稳定性好、重复性高, 灵敏性好。

##### ④STS(Sequence Tagged Site, 特定序列标签)

通过 RFLP 标记或探针运行 DNA 序列分析, 构建 PCR 引物, 经 PCR 扩增寻找多态性。其信息量大, 多态性好, 能够鉴定不同的基因型。

##### ⑤ITS (Internal Transcribed Spacers, 内转录间隔区)

在 ITS 区两侧的 18S、5.8S、28S 编码区具有非常保守的区域, 通过特异引物对

ITS2 区进行 PCR 扩增获得, 主要应用于生物亲缘关系进行分析。

其他的 DNA 分子标记还有: SPAR(Single Primer Amplification Reaction)、SCAR(Sequence Characterized Amplified Region)、SNP(Single Nucleotide Polymorphism)、IFLP(Intron Fragment Length Polymorphism)、CAPS(Cleaved Amplified Polymorphic Sequence)、SSCP(Single-strand Conformation Polymorphism)等。随着现代科技的发展, 更加精确更加高效的植物遗传标记技术被开发与应用, 如 SRAP(sequence-related amplified polymorphism)作为一种新型的基于 PCR 的标记系统, 被认为是评价遗传多样性、品种鉴定和系统发生的有效工具, 已在水稻、马铃薯、小麦、大麦等植物中成功应用 (Budak, 2004)。

## (2) 分子标记在竹类植物资源鉴定研究上的应用

分子标记从 20 世纪 80 年代开始应用于竹子研究, 主要研究群体间和群体内 DNA 水平 (核基因组 DNA 与叶绿体 DNA) 上的遗传变异。主要集中在以下两个方面: 一是建立指纹图谱, 用于种质资源的鉴定; 二是分析种质资源的遗传多样性, 研究品种间的亲缘关系。

### 1) 种属亲缘关系的鉴定

Lai 等 (1997) RAPD 技术分析台湾重要经济竹种毛竹的无性系鉴定及遗传变异。Giellis 等 (1995) 利用 RAPD 技术对刚竹属 (*Phyllostachys*) 42 种 31 个种下等级的 73 个基因型分析得 DNA 多态性。Das (2005) 等开发了 SCAR 标记鉴别出 *Bambusa balcooa* 和 *B. tulda* 两个竹种。Guo (2001) 等对阿尔卑斯山 3 个属的 23 个竹种进行系统演化 and 遗传多样性的研究。诸葛强 (2004) 等对青篱竹属中 18 个竹种进行分析, 得出广义青篱竹属中的不同类群归属青篱竹属是合理的结论。

Watanabe (1994) 等研究了竹亚科亚洲的 16 个属的叶绿体 DNA, 确定了这些竹子属间的系统发育关系, 并将它们分为两大类, 结果与传统的依据雄蕊及营养器官的分类大体一致。Fumio (1998) 等对日本刚竹属 13 个种的线粒体 DNA 分析表明, 其中 9 个种具有明显的多态性, 并研究了竹种间线粒体 DNA 之间的系统发育关系。

### 2) 验证传统分类地位并提出新分类的理论依据

一些竹种的分类地位一直存在若争议, 用传统分类方法未能取得专家们的一致认可, DNA 分子标记正好弥补了这个不足, 从分子水平上辅助确定它的分类地位。庞延军等 (1998), 利用 RAPD 技术研究发现少穗竹 (*Oligostachyon sulcatum*) 和糙花少穗竹 (*O. scabriflorum*) 聚类分析 (结合水平为 0.524) 的结果与传统分类高度吻合, 从分子水平上将酸竹属 (*Acidosasa*) 和少穗竹属 (*Oligostachyum*) 合并的可能性得到认同, 支持将肿节少穗竹 (*O. oedogonatum*) 独立出来成一属。杨光耀等 (2000) 利用 RAPD 技术分析表明: ①苦竹 (*Pleioblastus amarus*) 与宜兴苦竹 (*Pl. yixingensis*) 关系密切; ②大明竹 (*Pl. gramineus*) 与其它 4 种关系较远; ③形态分类上将中、口产苦竹分成两类没有得到 RAPD 分析的支持。另外, 用同样的方法探讨了倭竹族 (*Shibetaceae*) 8



个属的属间关系,认为人节竹属(*Indosasa*)和唐竹属(*Sinobambusa*),方竹属(*Chimonobambusa*)和箬竹属(*Qiongzhua*)关系密切,这与形态学的分类结果一致;而基于形态研究,在倭竹簇内建立刚竹亚族(*Phyllostachyinae*)和倭竹亚族(*Shibataeinae*)或唐竹亚族(*Sinobambusinae*)和倭竹亚族的观点没得到 RAPD 分析的支持,此研究为解决倭竹簇中形态分类上存在的分歧提供新的分子依据(杨光耀, 2001)。李淑娟等(2002),利用水稻微卫星引物对巴山木竹属(*Bashania*)与近缘属及属下种进行分子分析,认为属下分类等级的各个竹种其聚类结果与传统分类学的结论较和谐,从巴山木竹属与近缘属的距离来看,在分类上巴山木属作为一个单独的属可成立,也明确了茶秆竹(*Arundinaria amabilis*)的分类学位置。该研究利用现代分子生物学技术对广西青篱竹属的系统学研究提供了一个借鉴。

在国外,Clark 等(1995)测定了禾本科竹亚科的 6 个亚科 NADH 脱氢酶的基因序列,并对其系统演化关系进行研究探讨,Trevor (2000) 等对刚竹属 12 个竹种和寒竹属(*Chimonobambusa*) 3 个竹种 mtDNA 的 5s rDNA 序列分析认为,刚竹属和寒竹属不具同源属的依据。

### 3) 竹类植物种质资源的鉴定

竹子多数采用无性繁殖的繁衍方式,许多品种或栽培类型之间仅依靠传统的形态特征来鉴别具有不确定性,而通过 DNA 分子标记来鉴别就比较准确。方伟等(2001)对雷竹(*Phyllostachys praecox*)的 19 个栽培类型及 2 个近缘种进行了 RAPD 分析,并对雷竹种以下等级进一步分类。师丽华等(2002),对毛竹(*Phyllostachys heterocycla* var. *pubescens*)种下等级进行了 RAPD 分析,发现 7 个毛竹种下等级亲缘关系较近,而圣音毛竹与毛竹的遗传距离较远,与形态上划分相一致。在国外,Friar 等(1994),应用 RFLP 方法对 26 种竹子的 42 个不同基因型进行遗传多样性研究,根据品种间亲缘关系的远近,鉴定出 25 种为散生竹。另外,对刚竹属 19 种竹子 36 个基因型的 RFLP 分子标记也进行了较为深入的研究。Lai 等(1997),利用 RAPD 技术对分布于台湾岛内的 176 个毛竹样品分析,共鉴定出 9 个毛竹无性系,其它 8 个无性系可能是由于引种后发生体细胞变异而产生的。李鹏等(2004)对巨龙竹(*Dendrocalamus sinicus*)种下具有 2 个变异类型“通直型”和“歪脚型”RAPD 分析表明,歪脚类型的遗传多样性高于通直类型,巨龙竹变异类型群体之间及群体之内均出现显著的分化。

Grant (1991)认为以无性繁殖为主的植物,每个无性系群体在大部分位点上是纯合的,其遗传变异主要分布群体之间。Hsiao 等(1999),用 RAPD 技术对台湾玉山竹(*Yushania niitakayamensis*)的群体研究认为,群体间分化是由于生境差异而造成的地理小分化。邢新婷等(2003),利用 28 个随机引物对撑篙竹 6 个产地群体的 DNA 序列分析,认为群体间变异量仅占总变异量的 18%左右,82%左右的遗传差异存在于群体内个体间。

### 4) 构建指纹图谱

吴益民等(1998),借助 RAPD 技术分析孝顺竹(*Bambusa glaucescens*)、凤尾竹(*B. glaucescens* var. *viviervoron*)、绿竹、白绿竹(*B. multiplex*)4 个竹种的 DNA 多态性,初步构成反映种特征的 RAPD 指纹图谱,为竹种鉴定提供分子水平的科学依据。

DNA 分子标记作为一种新的遗传标记,具有更高的可靠性、高效性和更好的精确性等优点,但不能完全取代其它竹分类方法,不足之处在于:一、鉴定竹种的取样仍需借助如形态学标记技术等方法;二、目前采用的分子标记大多所标记的仅是 DNA 片段,检测到单个碱基差异的研究较少;三、分子标记技术要求较高的技术设备和一些相关的研究基础。竹子分类取得了一定的进展,但对于整个竹子群体 50 属 500 种所占的取样比例还是很少,加大研究样本才能对竹子分类和进化关系应全面展开(石明旺,2006)。

综上所述,竹类植物分类的依据主要采用形态指标,但形态指标容易受环境影响,随着分子生物学理论、技术和方法的迅速发展,竹类植物的分子生物学研究更加令人期待,在竹子分类上借助分子标记技术,开展竹种间 DNA 水平上遗传变异研究,为澄清和解决竹子一些属分类混乱以及种的归属问题,为竹子形态学上的分类结果提供了分子依据,从而提高竹子分类的准确性和可靠性。今后,竹种的分类鉴定应从宏观到微观发展,从形态学、细胞学、生物化学方面的研究发展到 DNA 水平上研究,将多种分类鉴定的方法相互融合、互相补充。

### 1.1.3 AFLP、EST-SSR 标记及其应用研究

就目前诸多的 DNA 分子标记中,AFLP 与 SSR 分子标记的多态性高、结果稳定,被认为是群体遗传变异的最好标记方法。

#### 1.1.3.1 AFLP 分子标记及其应用

AFLP(扩增片段长度多态性),是一种选择性扩增限制性酶切片段的方法。由于它是在 RFLP 和 RAPD 的基础上发展起来的,所以兼具 RFLP 的可靠性和 RAPD 的方便性,在植物种质资源评估、遗传多样性的检测和亲缘关系分析的研究中是最理想的分子标记。AFLP 技术仅需极少量的基因组 DNA,更不需预先知道基因组 DNA 的序列,多数为显性标记,处理样品数量多,灵敏度高,实验结果稳定可靠(Vos,1995),是目前应用最为广泛的一种分子标记。

Marta(2000)等利用 AFLP 技术分析了中、南美南美洲大型材用竹瓜多竹(*Guadua angustifolia* Sikiata)及其近缘属的遗传多样性,发现瓜多属 *Guadua* 存在明显的遗传分化,扩增出的 162 条带中有 70% 表现为多态,近缘属中 *Guadua amplexifolia* 内也存在较高的遗传多样性。Loh 等(2000)运用 AFLP 技术,针对竹亚科中簕竹属、麻竹属(*Dendrocalamus*)、巨竹属(*Gigantochloa*)、泰竹属(*Thyrsostachys*)的 15 个竹种成功地根据 AFLP 产生的特异性条带得到了不同竹种之间的亲缘关系。Jin(2000)等运用 AFLP 研究了 4 个属 15 个竹种之间的亲缘关系,鉴别出特殊竹种的基因型,并

获得了属间以及种间亲缘关系的大量信息。Trevor&Stephen (2000) 运用 ITS 序列与 AFLP 分子技术研究到竹属种间亲缘关系, 测定了刚竹属 20 个竹种的 ITS 序列, 获得了大量的可用来区别竹种的 AFLP 标记。Suyama (2000) 等通过 AFLP 鉴别了高山地带赤竹属 *Sasa senanensis* 个体, 发现至少有 22 个无性系, 并且均呈丛状分布的生态学特性, 其中最大的一个延绵距离超过 300m, 因此 AFLP 技术在 *S. senanensis* 种群的无性系鉴别及遗传结构分析中是有效的。Isagi (2004) 等通过 AFLP 技术研究了刚竹属竹子毛竹 (*Phyllostachys heterocycla* var. *pubescens*) 的无性结构和开花特点, 分析表明不同的遗传起源具有不同的开花时间。由此表明, AFLP 对物种种间、种下具有较强的鉴定能力, 在分子水平上对系统发育的重建非常有用。

#### 1.1.3.2 EST-SSR 标记及其应用

ESTs(expressed sequence tags)-SSR是指表达序列标签SSR标记 (Expression sequence tag-SSR), 它是通过从cDNA文库随机挑取的克隆进行大规模测序所获得的cDNA的5'或3'端序列, 能够反映 mRNA 的信息, 是在EST基础上开发的新型标记, 与构建小片段基因组文库进行微卫星序列筛选相比, 从 EST 数据库中获得微卫星序列要经济得多, 而且用 EST-SSR构建遗传连锁图, 就相当于定位功能已知的基因, 这将可能对决定重要表型的等位基因进行直接鉴定, 对植物的比较基因组及功能基因组研究有重要意义。目前GenBank中已有50,628,672条的EST序列, 而且EST资源库不断在扩增, 这为开发EST分子标记奠定了基础。研究发现EST序列中含有一定数量的SSR, 虽然EST序列只是基因组序列的一部分, 包含的信息不能涵盖整个基因组信息, 但是EST序列理论上都是一些基因表达的产物, 可以说在一定的物种范围内有同源性, 如果在一个物种中开发的EST-SSR, 则在较多的物种上具有良好的通用性; 此外, 研究发现不同植物中SSR分布的频率差异很大, 但其中2%以上的EST序列中都含有SSR, 这为从EST序列中开发利用新的SSR标记奠定基础。大量的物种全基因组序列的获得仍要一段时间, 而通过EST序列来开发SSR远比从构建基因组文库来获得SSR简便、高效、经济。

目前许多物种的EST-SSR被用于遗传多样性研究和基因发掘, 如小麦 (*Triticum aestivum*)(Eujayli, 2002; Gupta, 2003; Gao, 2003)、大麦 (*Hordeum vulgare*)(Thiel, 2004)、甘蔗(*Saccharum*) (Cordeiro, 2001)、水稻 (*Oryza sativa*)(Cho, 2000)、玉米 (*Zea mays*)、高粱 (*Sorghum*)、番茄 (*Lycopersicon esculentum*)、葡萄 (*Vitis vinifera*)等都有报道。但该技术应用于竹类植物上还未见报道。

#### 1.1.4 竹类植物低温胁迫的影响研究

竹子植物多喜温暖怕风寒, 喜湿润怕干旱, 在分布上具有明显的地带性和区域性。大量引种研究发现, 温度、水分、养分等逆境条件直接影响着竹子的生长发育, 其中低温是影响竹子生长与分布的制约因子之一。在生产上如何抵御低温胁迫, 提高竹子

越冬能力成为急需解决的问题。目前,国内对竹子抗寒能力的研究仅局限于外观形态的调查以及几个简单生理指标的分析,在生理反应机制研究方面较为滞后。

#### 1.1.4.1 耐寒性竹种的引种栽培

研究表明,竹子的抗寒性为散生竹>混生竹>丛生竹。在散生竹中,毛竹、刚竹(*Phyllostachys viridis*)、淡竹(*P. glauca*)等是抗寒性较强,其中毛竹已在山东崂山、文登一带扎根,而刚竹、淡竹、红竹能在北京、大连等地生长(周芳矩,1993)。混生竹中的阔叶箬竹(*Indocalamus latifolius*)、箬竹(*Fargesia spathacea*)、鹅毛竹(*Shibataea chinensis*)、铺地竹(*Sasa argenteostriatus*)相对而言抗寒性较强。丛生竹中凤尾竹(*Bambusa multiplex*)、孝顺竹(*B. multiplex*)等抗寒性较强,但目前山东还不能遍地越冬,北线分布也只能到安徽、江苏等地(刘秋芳,2006)。蔡伟国等(1989),研究认为改善温湿条件(如小气候利用、适时适量灌溉等)和栽培技术措施是引种栽培散生与混生型竹类成败的关键。

#### 1.1.4.2 竹种的低温伤害研究

黄衍申等(1993),研究了江西黄皮桂竹、乌哺鸡(*Phyllostachys vivax*)、金镶玉(*P. aureosulcata*)、假毛竹(*P. kwangsiensis*)等散生竹没有冻害现象,而佛肚竹(*Bambusa ventricosa*)、挂绿竹(*B. vulgaris*)、中华人节竹(*Indosasa sinica*)、孝顺竹和馒头黄(*Bambusa rigida*)地上部分受冻比较严重。朱勇等(1994),指出黄金间碧玉(*B. vulgaris*)一旦受冻害比较严重,容易失去观赏价值,在闽中高海拔地区不宜引种。孙守家等(2002)研究发现,黎竹(*Acidosasa venusta*)全部死亡,毛金竹(*Phyllostachys nigra*)、桂竹(*P. makinol*)等冻害严重,不能安全越冬,篾竹(*P. nidularia*)、矢竹(*Pseudasasa japonica*)等略有冻害,雷竹、鹅毛竹、铺地竹等生长良好。纪成据(2002)报道了闽北1999年寒潮导致福建原产和引种的丛生竹60种中约45种受到不同程度的冻害,尤其是笋用竹直接影响次年笋产量。温从辉(2003),研究了绿竹受冻的影响因素,海拔越高冻害越严重,向阳南坡冻害比北坡轻,滨海地带冻害要比内陆轻,有屏障保护冻害轻,新竹冻害要重,栽培密度低的和竹林周围的受冻害要严重。彭映辉(1993),对长沙地区竹类植物的抗寒性研究,散生竹,如唐竹(*Sinobambusa tootsik*)、罗汉竹(*Bambusa ventricosa*)、羌苔竹(*Pleioblastus maculatus*)、长叶苦竹(*Pl. simonii*)等抗寒性大于混生竹,如菲白竹(*Arundinaria fortunei*)、鹅毛竹、阔叶箬竹等抗寒性。

#### 1.1.4.3 竹种的低温生理研究

国内目前对竹子低温逆境生理的研究处于起步阶段,主要分析了几个竹种的电导率、叶绿素含量等指标与抗寒性关系。刘国华等(2006),研究了竹种叶片的电导率与叶绿素含量随温度的变化趋势,发现叶绿素含量与温度的变化成正相关,电导率与温度的变化成负相关。其中,黄秆京竹(*P. aureosulcata*)、罗汉竹(*Bambusa ventricosa*)、淡竹的抗寒性较强,平安竹(*Pseudosasa japonica*)、黄槽石绿竹(*P. arcana*)、黄秆乌哺



鸡(P. vivax f. aureocaulis)的抗寒性中等, 紫竹(P. nigra)、黄条金刚竹(Pleioblastus kongosensis)、翠竹(Sasa pygmaea)、铺地竹、菲白竹(S. fortunei)抗寒性最弱。王海涛等(2006), 通过叶绿素荧光特性分析 7 种箬竹抗寒能力, 小叶箬竹(Indocalamus pulilux)的  $F_0$  和  $F_m$  的值最大, 髯毛箬竹(I. barbatus)的  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  值均高于其他箬竹, 即广东箬竹(I. guangdongensis)最易遭受低温胁迫, 小叶箬竹和髯毛箬竹抵抗低温能力较强。

#### 1.1.4.4 竹子低温胁迫的研究展望

竹类植物的低温生理机制及其内在影响因素的研究将是今后研究的热点, 可为提高竹种越冬性、抗寒性选择提供理论基础, 考虑从以下几个方面开展研究:

##### (1) 竹子低温生理特性研究

###### 1) 膜透性的变化

研究表明: 质膜是低温伤害的原初部位, 但在逆境伤害的初期或轻度伤害(亚致死剂量)时, 普遍有一个外渗电导值下降或没有明显变化的阶段, 这就是植物的自我保护功能。随着逆境胁迫的加重和时间的延长, 膜结构受到严重破坏, 细胞外渗物质增加, 从而导致植物的伤害, 直至死亡。大量研究表明, 电导率与冻害强度的变化关系符合 Logistic 函数关系, 根据这种函数关系可以确定出植物的低温半致死温度(冯楠楠, 2007; 毛志滨, 2006; 朱根海, 1986)。

###### 2) 保护酶活性及膜脂过氧化产物含量的变化

在正常条件下, 植物体内活性氧( $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、 $OH\cdot$  等)的产生与清除处于平衡状态, 只有在遭到寒害后, 植物体内活性氧的产生能力超过清除能力时, 才会发生活性氧在体内的过度累积, 并继而对细胞组分造成损伤。保护系统包括有过氧化氢酶(CAT), 过氧化物酶(POD), 超氧化物歧化酶(SOD), 抗坏血酸氧化酶(ASAPOD), 谷胱甘肽过氧化物酶等酶类以及 VE、VA、VC、辅酶 Q、胡萝卜素等还原性物质能消除这种毒害(罗军武, 2001; 张佑栋, 1993; 刘鸿光, 1995)。我国在水稻(李海林, 2000)、辣椒(钱龙, 1994; 邹志荣, 1994)、黄瓜(丁贤昌, 1999)、紫花苜蓿(山继红, 1995)、葡萄(李连国, 1995)等植物上研究了酶保护系统, 测定 CAT 酶、POD 酶、SOD 酶, 结果表明, 抗寒性强的品种酶活性高, 并随抗寒锻炼的逐步深入保护酶活性下降, 以抗寒性强的品种下降幅度小, 且与抗寒性显著相关。SOD 是存在于植物细胞中最重要的清除活性氧的酶之一, 对保护膜系统具有重要作用, 其活性水平的高低可以反映植物对某种逆境抗寒能力的大小(王建华, 1989)。

###### 3) 膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量的变化

MDA 是膜脂过氧化最终产物, 是膜系统受害的重要标志之一, 在正常情况下其含量极少, 在遭到低温胁迫后, 其含量随着植物伤害程度增大而升高。研究认为, 在相同低温胁迫条件下, MDA 含量高的品种抗寒性弱, 反之则强(黄月华, 2003; 张学明, 1994)。

#### 4) 可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量的变化

在抗寒性研究中,可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量普遍被作为抗寒性指标。研究指出这些物质在低温胁迫下会发生积累,可溶性糖及蛋白质的含量均与多数植物的抗寒能力呈正相关性(简令成,1999;刘金文,2004;陈杰中,1999;万清林,1997)。

#### 5) 光合作用在低温条件下的变化

低温对植物生理代谢的影响也是多方面,光合作用是受低温影响最明显的过程之一。低温引起光合速率的明显下降,有时甚至下降到难以测出的程度,最终导致植物死亡。研究认为有两个方面可能原因:第一,低温直接影响了光合系统的结构和活性,表现为PSII的失活、叶绿体的超微结构、叶绿素含量、及叶绿素a/b比值的变化等;第二,低温影响植物体内其他生理过程,间接地影响光合作用,如引起水分胁迫、气孔对CO<sub>2</sub>扩散能力的增加、光合产物运输受阻从而导致光合产物(淀粉和蔗糖)在叶片的积累等。研究认为,低温和光的交互作用对光合作用产生影响,低温与光照结合引起色素含量的降低比黑暗低温条件下叶绿素含量的降低更为显著。

近年来,有关类胡萝卜素(Car)光保护功能引起了人们的注意,但国内报道较少,Car在收集光能和保护光合器官上具有独特的作用,其含量可以反映植物光合能力的变化及受逆境胁迫情况,在一定程度上,可以用来作为衡量植物在光合能力方面重要的抗逆性指标之一(Young,2003)。

低温胁迫不仅直接引发光合机构的损伤,同时影响到光合电子传递和光合磷酸化以及暗反应中有关酶系,叶绿素a荧光动力学是以光合作用理论为基础,为研究PSII及其电子传递过程提供了丰富信息,被研究者认为是研究植物光合生理状况及植物与逆境胁迫关系的理想探针,已在许多植物研究中应用(陈瑜竹,1995;林世青,1992;周艳虹,2004;郭延平,2003;潘光兰,2005;王可纷,1996;Krause,1991)。

### (2) 竹子抗寒基因工程研究

近20年来,植物的耐低温研究进入了分子水平,在低温诱导蛋白、低温诱导基因、cDNA文库的构建、DNA序列的测定和同源性分析、体外转录及翻译等方面取得了许多成果,至今已建立了几十种植物低温诱导的cDNA文库,并从中分离出上百种低温诱导基因(Artus,1996;Ottosen,1998;Liu,1998),这些研究多集中在作物、果树、蔬菜等植物,对于竹子的研究甚少。

### 1.1.5 竹类植物的种源试验研究

一个树种分布在广大地域,由于突变、隔离及自然选择等原因,分化并产生了种内有差别的地理生态种群,这种变异表现在形态解剖、生长发育、适应性和抗性、生理生化特性等方面,这种变异与地理分布有关,因此称为地理变异(Geographic variation)(王世麻,2001)。树木种内的地理变异是普遍存在的。同一物种的不同林



分,由于分布在不同的地理区域和土壤立地条件,在形态特征、生长特性、抗病虫及适应不良环境条件的能力等方面都可能差异,这是由于外界环境条件下长期选择的结果,而不同的地理生态种群,即使栽培在相同条件下,生产力和适应性也都会表现出显著的差别,这种地理变异的存在正是开展种源试验的基础。

近百年来,种源试验与种源选择一直被林木育种科学家公认的林木遗传改良的基础工作和选择手段。国外最早的种源试验源自十八世纪法国 Ph.A. De Vilmorin(1821)报道的小型欧洲赤松种源试验,首先发现了可遗传的地理变异,我国林木种源研究开始于 50 年代中期,1956 年中国林科院进行了杉木地理生态型种源试验,1957 年福建林学院的俞新妥教授开展了杉木和马尾松种源试验,1978 年林业部将马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等 21 个造林树种列入种源研究计划,组织了全国协作种源试验,并在较短时间内取得一些成效。到目前为止,我国共开展种源试验的树种共有 42 种,以杉木、侧柏(*Platycladus orientalis*)、马尾松等 10 多个乡土树种进行了全分布区的种源试验(王明麻,2001)。通过柏物种源试验,一是研究了宏观形态的地理变异规律与模式;二是根据生长、生理等差异显著性状进行种源区划;三是为营造地区选出具有期望品质的最佳种源和无性系。

植物遗传改良是在研究其遗传变异规律的基础上,应用遗传学知识,遵循遗传变异规律,改良其遗传组成,因此,遗传变异是遗传改良的重要前提,获得遗传改良的主要途径:一是利用植物现有的自然遗传变异,二是通过不同的育种手段人为创造遗传变异。就竹类植物而言,其独特的生物学特性决定了遗传改良工作开展较为滞后,绝大多数竹种开花周期长或者开花时间具不确定性,花小且特化,有些竹种开花并不结实,因此竹类植物主要通过无性繁殖方式进行繁衍,这对通过人工杂交育种获得竹类植物的遗传改良带来了一些困难,要想获得竹子的遗传改良,就必须充分利用竹类植物现有的自然遗传变异。从竹类植物的自然变异看,竹林产量、质量,笋的产量、品味、有效成分含量、加工性能以及出笋期等性状都存在明显的变异,这是开展选择育种的物质基础(邱尔发,2001)。目前,竹类植物开展种源试验是现阶段最直接、最有效的遗传改良方法。

根据竹子的繁殖特点,以移栽母竹的方式进行毛竹种源试验,是竹类中首次进行的种源试验(邱尔发,2001)。经过 5 年的系统观测,发现毛竹不同种源的发笋数、鲜笋产量、质量、新竹生长及抗性等方面存在明显差异及地理变异的规律,且各性状间相互影响、相互联系,研究结果为毛竹种源选择的决策以及种源区的划分提供理论依据。(陈存及,1999,2001;邱尔发,2001,2002)。同一竹种在不同产地和不同立地下的竹材理化性状、竹笋品质、叶片性状等也存在着差异(程晓阳,2004;郭起荣,2005)。由于在长期的栽培过程中,同一竹种由于不同地理区域和土壤气候条件所引起的表型性状的差异普遍存在,并具有较高性状重复力,因此选择以当地起源、栽培时间至少 50 年以上的竹类植物为试验材料开展地理种源试验具有十分重要的现实意义。

## 1.2 立项依据与目的意义

### 1.2.1 立项依据

绿竹 (*Dendrocalamopsis oldhami* (Munro) Keng f.) 作为中国南方丰富的丛生竹资源及重要的经济竹种之一, 集笋用、材用、观赏、生态价值为一体。合理开发绿竹对开辟农村致富途径, 丰富绿色食品, 缓解菜篮子紧张状况, 增加造纸纤维原料品种, 加速绿化、美化居住环境, 加强固土固沙都具有十分重要的意义。随着社会对绿竹的需求日益增长, 势必使得绿竹优良材料的选择与栽培成为今后研究的热点。绿竹自然分布区主要为中亚热带南部、南亚热带的北部和中部, 即东南亚等国家, 其中以中国为最多。我国林业工作者在近几十年的研究中, 先后开展了绿竹的形态特征、资源分布、生物生态学特性、种苗繁育、引种栽培、丰产培育、竹笋竹材加工、病虫害防治等方面相关研究。

随着全球气候的改变与人为活动的增加, 绿竹在我国不断栽培北移至中亚热带南部, 地理分布的广域性和环境的多态性, 绿竹呈现出较丰富的遗传多样性。表现在不同地理地域、气候条件、栽培技术等因素长期影响下, 形成了具有各自遗传性状的地理种群 (Provenance), 这些地理种群表现在形态、生理生化、笋品质和生态适应性等方面的差异, 这些差异是否因长期的自然选择与种内群体遗传变异下, 形成可遗传性状的不同, 还是因气候环境等特定外界影响而产生的变化, 尚缺乏系统的研究, 也缺乏不同种群间变异的比较与分析。其次, 绿竹在较广范围内大面积推广种植, 存在着引种的局限性和盲目性, 引种时品系混杂, 常常在不了解竹种特性情况下, 造成经营管理不完善等问题。第三, 绿竹的有性遗传改良由于开花的不确定性、较低的结实率而受到限制, 使得人工遗传改良研究进展缓慢, 现代生物技术的应用十分缺乏。第四, 长期的栽培过程中出现不同的变异类型, 这些变异类型以及绿竹属的分类归属问题一直是竹子分类学中有争议的问题之一, 缺乏有力的系统的鉴定分类依据。

### 1.2.2 研究目的与意义

本研究以自然分布区的绿竹为材料, 从表型、生理生化、分子水平等多层面探讨我国绿竹种质资源的多样性, 并收集不同地理起源的绿竹采用母竹移栽多点造林, 经多年连续观测, 分析绿竹地理种源主要性状的稳定性与遗传变异规律, 从而提出优良地理种源/单丛的选择方案。本研究既具有生物学生态学的理论价值, 又有着现实的经济价值和栽培意义, 其主要价值表现为:

在理论价值上, 通过阐述绿竹形态表型、笋品质、越冬生理的遗传变异规律, 丰富绿竹资源的生物学、生态学基础理论, 为绿竹的良种选择与定向培育提供理论依据, 也为进一步种质创新提供物质基础。

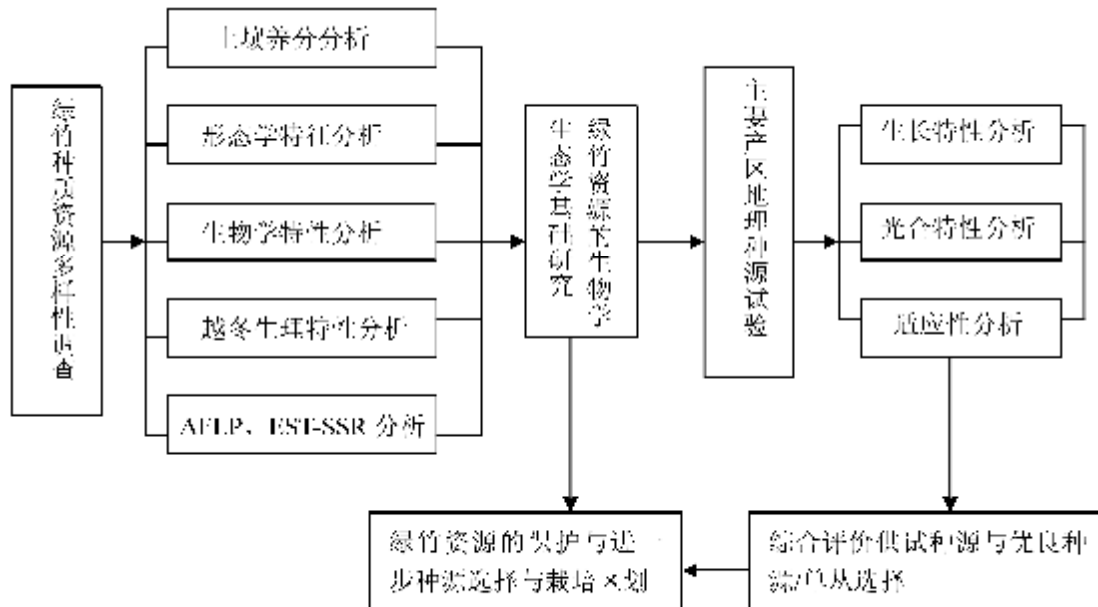
在经济价值上, 从供试绿竹中选出几个具有期望品质的地理种源及多个优良单

从，在南亚热带地区进行推广与示范，实现合理栽培区域，适地适竹适种源，以获得最大可能的经济收入与最大潜力的遗传效益。

## 2 研究方法、技术路线与研究内容

### 2.1 研究方法与技术路线

以地理种源研究的基础理论和研究方法为指导,在绿竹自然分布区内调查取样,将档案查阅、野外调查、田间测定和实验室分析相结合,采用常规方法与现代生物技术,运用森林培育学、群体遗传学、分子遗传学、林木育种学、植物生理学和计量林学等多领域知识,剖析绿竹表型、生理、DNA 分子三个层面的遗传多样性,探索性状遗传差异、生态环境与性状之间的相关关系;进而综合评价选择出最优材料,实现绿竹表型遗传分析与定向培育的目标。



### 2.2 主要研究内容

#### 2.2.1 绿竹资源表型与笋品质的变异

选取 12 个表型性状(秆形特征)笋特征(叶片特征)对 12 个产地绿竹表型多样性进行比较,应用统计学的分析方法对各产地绿竹的表型性状系统研究,通过聚类分析绿竹变异的主要表型性状,相关分析探讨绿竹笋品质差异与土壤因子的相关性,为进一步保护与评价绿竹资源提供基础条件。

#### 2.2.2 绿竹资源分子水平的遗传变异

对 24 份绿竹样本进行 AFLP、EST-SSR 分子标记分析,从分子水平上探讨绿竹资源的多样性,比较近缘种之间的遗传差异,为绿竹分子生物学研究提供基础。

### 2.2.3 绿竹地理种源越冬生理的多样性

通过对自然降温条件下,温州、福安、尤溪和漳州绿竹的保护酶活性、可溶性蛋白、可溶性糖含量、叶绿素含量及叶绿素荧光参数比较,应用隶属度值分析 4 个代表性地理种源越冬能力的差异。

### 2.2.4 绿竹地理种源的生长、生产性能的遗传差异

在福建省 2 地开展地理种源试验,选择收集福建、浙江 2 省主产区或名产区具有代表性的绿竹地理种源集中栽培,对种源试验林各地理种源进行生长性状、产量性能、光合生理等多性状的综合分析,比较高径生长、出笋能力、生态适应性等差异,通过数量化分析及排序,比较不同地理种源绿竹的性状差异,为客观地评价地理种源差异提供基础条件。

### 2.2.5 绿竹地理种源综合评价与选择

以漳州点试验林有关生长、发育、物候、抗逆性及适应性因子经数据标准化后作五分评定法与主分量分析,用类平均法对种源聚类分析,并划分种源类群,在此基础上依据多性状表型值、遗传力、标准离差作综合选择,评选出营造区域的优良种源与单丛竹,为生产实践提供可选择的优良材料。

### 3 绿竹资源表型与笋品质变异研究

种质资源的表型多样性研究是物种多样性研究的一个重要组成部分。一般地,对物种、品种的区别,经典的评价依据主要是表型性状的差异比较,因为表型作为各种形态特征的组合,是基因型的外部表现。目前大多数植物种质鉴定仍是根据表型特征为主要标准。

绿竹在我国主要分布在中国东南部戴云山系及南岭山系以南的南亚热带区域,即福建、浙江、广东、台湾等地,其主要栽培地以福建省东、中、西、南部和浙江省南部最为集中,由于福建与浙江两省的地势变化大,绿竹各栽培地区具有其特有的自然地理与人文地理特征,所处气候、环境与植被条件不尽相同,在长期的自然演化和人工选择栽培下,形成了适应当地自然条件的、相对稳定的地理群体,种内出现了形态、表型性状的变异。

本研究在档案查阅、野外调查、标本鉴定的基础上,研究在自然分布区,不同生产地域之间的绿竹表型变异程度,对 12 个产地绿竹形态特征(数量性状、质量性状)作了调查与比较,通过笋营养品质与土壤养分的相关分析,为今后构建绿竹种质创新与多样性保护提供实践指导和理论参考。

#### 3.1 材料与方法

##### 3.1.1 材料的选择

在全面了解绿竹地理分布和实地考察的基础上,根据植物分布区及遗传多样性的取样策略,选择不同的生境地区进行采样调查,以保证收集到足够的多样性。在绿竹分布区,依据其自然分布区的地理位置,考虑不同的生态类型,选择有代表性的群体,即能反映出分布区的特点,又具有相对稳定的性状。选取了 12 个主要的绿竹生产栽培地:福建 8 个,浙江 4 个,各产地距离在 100km 以上,其地理位置见图 3-1,地理生态因子概况见表 3-1。

2004 年-2006 年,在每个选定的绿竹产地林分内随机选择 30 个竹丛作为调查样丛,竹丛距离 30-50m 以上,调查的样竹(丛)基本条件满足:生长正常、顶芽饱满、无开花、未发现病虫害。2006 年 7-8 月分别在各调查点的林分内取得绿竹鲜笋样品与土壤样品,带回实验室进行笋体营养成分、土壤养分含量测定分析。

##### 3.1.2 调查内容与方法

###### 3.1.2.1 取样点环境因素调查

- (1) 地理位置:收集绿竹产地的地理经纬度。
- (2) 土壤养分测定:在绿竹林分东、西、南、北四个方位分别随机取样,分层





图 3-1 绿竹取样点分布地形图

Fig.3-1 Map of sampling sites of *Dendrocalamus oldhami*

深度0-20 cm和20-40 cm区间取土，同层混匀后采用四分法采取各层土样，每份土样取土1 kg并自然风干。测定碱解氮、有效磷、速效钾、全氮含量、有机质、pH值（中华人民共和国国家标准·森林土壤分析方法·第二、三分册，1988）。

- (I) 土壤的全氮—扩散吸收法（LY/T1228-1999）；
- (II) 全磷—酸熔-钼锑抗比色法（LY/T1232-1999）；
- (III) 速效钾—IN 醋酸氮浸提-原子吸收光度法（LY/T1236-1999）；
- (IV) 有效磷—氟化钼-盐酸浸提-钼锑抗比色法（LY/T1233-1999）；
- (V) 碱解氮—碱解扩散法（LY/T1229-1999）；
- (VI) 有机质—重铬酸钾氧化法。
- (VII) pH值—日立 pH 计。

(3) 气候因子：收集绿竹产地的气候类型、年平均气温，降水量、有效积温、无霜期等气象资料，记录影响绿竹生长的特殊天气情况。

### 3.1.2.2 形态学特征调查

竹类植物主要是以营养体特征作为分类依据之一，其中叶片特征、秆箨特征、笋体特征、株体特征都起到决定性作用。本研究选取调查的主要性状包含有这四个形态学特征，而植物性状又可分为数量性状与质量性状：

#### (1) 质量性状：

性状通过放大镜直接观察记录，如幼枝和叶片的被毛情况等，按被毛的多少一般分为无毛、疏毛、较密、密、浓密等五级。调查项目如下：

表 3-1 绿竹取样群体的产地自然概况

Tab.3-1 Nature situations of the sampling populations of *Dendrocalamopsis oldhami*

产地	代号	气候类型	纬度 (N) 经度 (E)	海拔 (m)	均温 (℃)	年降水 (mm)	≥10℃年积温 (℃)	土壤 类型	无霜期 (d)
福安	FA	中亚热带海洋性季风 型气候带	27°6'N 119°40'E	150	19.3	2050	6219	红壤	285
尤溪	YX	亚热带大陆性和海洋 性兼有东南季风气候	26°6'N 118°6'E	100	18.9	1602	4482.7-5974.6	红壤	299
永泰	YT	亚热带季风气候	25°51'N 118°39'E	100	17	1635	5912	红壤	296
永春	YC	亚热带季风气候	25°26'N 117°40'E	160	18.3	1724	-	红壤	310
漳平	ZP	中亚热带季风气候	25°36'N 117°27'E	100	18.8	1450-2100	-	红壤	300-357
同安	TA	中亚热带海洋性季 风气候区	24°44'N 118°9'E	80	21	1467.7	5767-7717	砂壤	330
漳州	ZZ	中亚热带 气候	24°20'N 117°10'E	100	21	1371.9	7662	砂质 粘壤	328
龙岩	LY	中亚热带季风气候区	25°16'N 117°24'E	100	20	1950	5500-6500	红壤	291
凤岭	FL	中亚热带海洋性季风 气候	27°30'N 120°10'E	100	17.9	1768.9	-	砂壤 土	288
苍南	CG	中亚热带海洋性季风 气候	27°32'N 120°23'E	80	17.9	1768.9	-	砂壤 土	288
瑞安 岱底	AD	亚热带季风气候区	27°56'N 120°24'E	60	17.9	1587.5	6512.7	砂性 壤土	282.4
瑞安 龙洞	LH	亚热带季风气候区	27°47'N 120°37'E	100	17.9	1587.5	6512.7	砂性 壤土	282.4

- (I) 株体特征：幼秆被粉，秆色，秆梢下垂或直立；  
(II) 秆箨特征：箨片、繸毛、背毛、箨耳、箨舌、箨叶；  
(III) 笋箨特征：箨片、繸毛、背毛、箨耳、箨舌、箨叶、笋肉色；

(2) 数量性状调查：

- (I) 叶片性状：叶片长、叶片宽，叶片的测定取小枝由上至下第三、四片功能叶；  
(II) 主秆性状：胸径、高度、枝下高、胸高处三节长度；  
(III) 枝条性状：分枝数、最长枝、冠幅（南北/东西）。

3.1.2.3 笋品质分析

(1) 实验材料与样品处理

绿竹笋采自绿竹各产区代表性林分,在绿竹出笋盛期(7月中旬前后),采取1年生母竹萌发的竹笋,各取5个稍露或未露出土、无病虫害的竹笋,笋身无明显空洞,无畸形,不下缩。

采样后的绿竹笋用冰盒装带回实验室,当天处理。清洗沥干竹笋,带壳称重后,量取马蹄形口部宽度,笋高度;剥去笋箨、切除笋头,取幼嫩可食部分,采用四分法取样,纵切竹笋,切丝,置105℃烘箱杀青15分钟,再置60-70℃恒温干燥至恒重,称重,然后用植物粉碎机磨细,保存于干燥器,以供笋营养成分的测定。

#### (2) 基径粗和可食用率测定

分别取各地新鲜绿竹笋(未出土或稍出土)各10只,笋大小适中,重150 g-350 g左右,测定如下项目:最大周长、笋高度、可食用率(去掉笋箨后,切去基部纤维化老化部分,称重后和原重量的比值)等。

#### (3) 蛋白质水解氨基酸测定

测定的水解氨基酸种类:天门冬氨酸 Asp、苏氨酸 Thr、丝氨酸 Ser、谷氨酸 Glu、甘氨酸 Gly、丙氨酸 Ala、缬氨酸 Val、蛋氨酸 Met、异亮氨酸 Iso、亮氨酸 Leu、酪氨酸 Tyr、苯丙氨酸 Phe、赖氨酸 Lys、组氨酸 His、精氨酸 Arg、脯氨酸 Pro、胱氨酸 Cys 等17种氨基酸含量。采用日立835-50氨基酸自动分析仪。

(4) 主要养分指标测定(参见:现代植物生理学实验指南,1999;现代实用仪器分析方法,1999)。

- (I) 总氮(蛋白质)含量采用克氏定氮法测定;
- (II) 可溶性总糖含量采用蒽酮比色法测定;
- (III) 还原糖含量采用3,5-二硝基水杨酸比色法;
- (IV) 灰分采用马福炉灼烧法测定;
- (V) 含水率测定采用烘干恒重法;
- (VI) 粗纤维含量测定采用 Somogyi 法测定。

### 3.1.3 实验仪器和试剂

日立835-50氨基酸自动分析仪(日本日立公司);UV-3210紫外可见分光光度计(日本日立公司);5804R离心机(cifendorf);SR30马福炉;实验试剂均为分析纯。

### 3.1.4 数据分析

采用统计软件 Excel 对各地绿竹形态指标、品质指标、土壤指标的平均值为基本数据进行性状描述性统计分析;应用 SPSS11.0 软件、DPS3.0 软件(唐启义,2002)进行方差分析、多重比较、相关分析、主成分分析等。

## 3.2 结果与分析

### 3.2.1 形态学特性的地理变异

绿竹 (*Dendrocalamopsis oldhami*), 在 1983 年《竹子研究汇刊》定属为绿竹属 *Dendrocalamopsis* 之模式种, 其植物学特性在《中国植物志》(第九卷第一分册) 有较详细明确的描述。合轴丛生, 竿高 6-12m, 直径 3-9cm, 幼时被白粉, 粉退后呈绿色或暗绿色, 节间圆筒形, 长 20-40cm, 通常邻近的节间稍作“之”字形曲折, 分枝习性较高; 箨鞘脱落性, 背面无毛或被有或疏或密的褐色刺毛; 箨耳近等大, 椭圆形或近圆形, 边缘生纤毛, 箨舌高约 1mm, 近全缘或上缘呈波状, 箨片直立, 三角形或窄三角形; 笋期 5-11 月; 小穗卵状披针形, 长不超过 3 cm, 宽 7-10mm, 含小花 5-9 朵; 外稃有小横脉, 鳞被卵状披针形。在我国产于浙江南部、福建、台湾、广东、广西和海南等省区。

我国绿竹的栽培历史十分悠久, 福建福安县志在明代就有栽培绿竹的记载, 绿竹原适生于亚热带以南地区, 目前绿竹主要经济栽培区以福建省大部分地区与浙江省南部为中心, 不断向四周辐射扩散, 绿竹引种至最北处为浙江的台州、舟山等地, 在 1 月平均气温 6℃, 最低气温 4℃ 以南的地方可以栽种。实际上, 在小气候合适的地区栽培分布还不止于此, 报道在四川省、湖南省一些地区也有引种栽培。由于长期人工栽培与人为选择, 以及各地理区域生长环境的差异, 各地的绿竹在表型上表现着不同的差异, 与分类学所描述的特征不尽相同。

植物传统分类法主要是以植物学形态特征、生物学特性和经济性状等的描述为依据, 竹类植物由于其特殊的生物学特性, 竹子分类学者更多地运用了营养体中比较稳定的特征来辅助竹子分类, 较多的研究者采用耿氏分类系统, 将生殖器官中的花序类型与地下茎类型以及分枝类型等营养体特征相结合, 作为分类等级的依据。本研究以绿竹秆箨特征、箨体特征、笋体特征等主要质量性状和数量性状作为分析对象, 同时这些性状指标的选择与分类学、栽培特性及产品性能密切关联, 研究探讨各性状的大小差异与形态变异, 可为绿竹资源的规范化、标准化描述提供参考依据。

#### 3.2.1.1 主要数量性状的地理差异

植物性状遗传的方式, 分为主基因控制的质量性状和多基因控制的数量性状遗传, 非连续变异的为质量性状, 如有毛或无毛, 连续变异的为数量性状, 如个体的大小、含量的高低等。就绿竹而言, 其数量性状: 叶片长、叶片宽、叶片长宽比、节长(胸高处三节)、平均竹丛高度、平均胸径、枝下高、分枝数、枝长、南北冠幅、东西冠幅、节数等 12 个指标。

对绿竹 12 个产地的 12 个植物学特征与形态特性进行基本统计分析(表 3-2), 描述群体特征用性状平均数、方差、变异系数等指标作遗传差异分析(表 3-3)。

绿竹形态学的 12 个性状变异系数分别为 5.5-27.2%, 表明不同产地绿竹, 不同性状之间存在差异。其中, 变异系数大于 10% 的性状个数占总个数的 66.7%, 而分枝

数、最长枝、南北冠幅、胸高三节等性状的变异系数小于 10%。

#### (1) 叶片性状的差异

竹叶是竹子利用光能制造有机物质的主要器官,叶片的长宽是植物学重要的表型特征,反映着植物的生态适应性,也影响着竹子生物量的大小。因此,绿竹叶片性状与绿竹的产量与适应性等有着密切的关系。在绿竹不同产地叶片性状分析中,叶长与叶宽平均值为 16.93cm、3.07cm,其对应的变异系数为 10.7%、14.9%,其中,叶长的变幅范围是叶宽的 4.68 倍,而叶长宽比的变异系数介于叶长与叶宽的变异之间。

#### (2) 竹秆性状的差异

不同产地绿竹的竹秆性状统计结果显示,绿竹主秆高度平均值为 6.88m,变异系数为 15.5%,秆高变幅 3.2m,其中,66.7%的产地绿竹主秆高度在 6-8m。在绿竹产地比较中,胸径最小的是永春(3.8cm),最粗的是漳平(5.25cm),产地间变异系数为 11.5%,胸径变幅为 1.45cm。

胸高处连续三节长度的平均值分别是 34.12cm、34.18cm、31.26cm,变异系数为 6.7%、8.7%、5.5%。绿竹不同产地的主秆平均节数 32,变异系数 13.7%。其中,ZP(漳平)为最大值 38,FL(凤岭)为最小值 26。

#### (3) 分枝性状的差异

绿竹不同产地的枝下高变异系数为 27.2%,是所有性状中变异系数的最大值,变幅仅为 0.7m。其中漳平的分枝最高达 1.2m,瑞安产地分枝最低(0.5m)。绿竹产地间最长枝的最大值 2.6m(龙溪),最小值 1.8m(漳平),变幅为 0.8m,变异系数 8.7%。

比较产地间冠幅变化,冠幅南北向与东西向的平均值为 2.95m、2.18m,其变异系数分别为 9.9%、13.9%。南北冠幅最大值为 3.5cm(龙溪),东西冠幅最大值 2.7cm(柘安)。

#### (4) 形态性状相关分析

将形态性状进行相关分析(表 3-4),由表可知,不同产地绿竹的形态性状之间存在一定的联系。结果表明,平均胸径与竹高相关系数为最大值(0.897),平均胸径、平均株高与叶长、叶宽均呈显著极显著正相关,相关系数在 0.553-0.800 之间,胸径、竹高与节数也呈显著正相关性,相关系数分别为 0.636、0.634,此外枝



2 线首段深型与产层关系研究

表 3-2 瓜什堡组地形特征统计

Tab. 3-2 Characteristics of the shape of *Densuaniaspis eddiani* from different original places

产地 代号	柱特征			叶特征			线特征			节特征		
	平均直径 (mm)	平均长度 (mm)	线长度 (mm)	叶长 (mm)	叶宽 (mm)	面积 L <sup>2</sup>	分枝数	最长枝 (mm)	冠幅 (mm)	冠幅 南北	冠幅 东西	节间长度 (mm)
FA	3.9±0.139	6.0±0.093	0.8±0.008	16.3±0.78	2.8±0.350	5.8	12±0.578	2.4±0.012	2.6±0.016	2.7±0.018	33.7±0.185	40.7±0.219
YL	4.6±0.128	6.5±0.109	0.75±0.006	14±0.184	5.2±0.361	4.4	12.4±0.586	2.4±0.013	3.2±0.020	3.2±0.022	29.6±0.180	28.1±0.220
ZP	5.25±0.126	9±0.125	1.2±0.009	17.7±0.67	5.8±0.072	4.6	10.8±0.521	1.8±0.012	2.7±0.015	1.8±0.021	35.5±0.192	33.6±0.204
YX	5.2±0.109	8±0.101	0.54±0.005	21.5±0.54	3.5±0.363	6.1	11.7±0.429	2.3±0.013	3.5±0.017	1.7±0.016	37.5±0.208	36.8±0.213
YC	5.8±0.103	5.8±0.135	0.65±0.006	16.7±0.63	3.2±0.368	5.2	12±0.473	2.2±0.013	2.8±0.023	1.9±0.023	33.9±0.304	32.1±0.338
LY	4.7±0.135	8.3±0.106	0.9±0.009	17.0±0.47	3.3±0.357	5.2	13.2±0.507	2.2±0.015	2.0±0.023	2.4±0.023	36.5±0.198	34.2±0.341
ZZ	4.4±0.125	7.1±0.39	0.75±0.006	17.8±0.58	3.2±0.366	5.6	10±0.506	2.3±0.014	3.3±0.027	2.3±0.028	38.0±0.312	35.5±0.328
LA	4.5±0.124	7.5±0.128	0.6±0.008	18.0±0.49	3.4±0.379	5.3	12±0.478	2.5±0.012	3.0±0.016	2.6±0.015	35.5±0.196	34.8±0.217
FL	3.9±0.098	6.3±0.109	0.7±0.008	15.9±0.45	2.4±0.356	6.6	10±0.430	2.3±0.013	2.8±0.016	2.3±0.017	31.5±0.210	33.7±0.198
HC	3.9±0.097	5.9±0.107	0.8±0.008	15.7±0.45	2.2±0.359	7	12±0.602	2.2±0.020	2.5±0.015	2.0±0.018	32.3±0.188	32.0±0.214
AD	4.2±0.127	6.0±0.138	0.5±0.008	16.2±0.63	3.0±0.370	5.4	13±0.498	2.4±0.015	3.0±0.022	2.1±0.018	33.7±0.168	35.6±0.222
LI	4.4±0.154	6.2±0.138	0.5±0.009	16.9±0.57	2.8±0.368	6.0	13±0.633	2.6±0.012	2.0±0.020	2.2±0.021	35.0±0.184	33.9±0.187

注：数据均为平均值±标准误差

表 3-3 绿竹形态性状的描述统计分析

Tab.3-3 Descriptive statistics of the shape characteristics of *Dendrocalamopsis oldhami*

性状 参数	平均 胸径 (cm)	平均 株高 (m)	枝下 高(m)	叶长 (cm)	叶宽 (cm)	长宽 比	分枝 数	最长 枝 (m)	冠幅 (m)		节高处三节长度 (cm)			节数
									南北	东西				
平均值	4.10	6.88	0.72	16.93	3.07	5.60	11.82	2.30	2.95	2.18	34.12	34.18	31.26	32.00
标准差	0.5083	1.0678	0.1968	1.8086	0.4559	0.7568	1.0870	0.2000	0.2908	0.3040	2.2723	2.9643	1.7281	4.3901
方差	0.258	1.140	0.039	3.271	0.208	0.573	1.182	0.040	0.085	0.092	5.163	8.787	2.986	19.273
变幅	1.45	3.2	0.7	7.5	1.6	2.6	3.2	0.8	1	1	8.4	12.6	6.5	12
变异系数	11.5	15.5	27.2	10.7	14.9	13.5	9.2	8.7	9.9	13.9	6.7	8.7	5.5	13.7
最小值	3.8	5.8	0.5	14	2.2	4.4	10	1.8	2.5	1.7	29.6	28.1	26.9	26
最大值	5.25	9	1.2	21.5	3.8	7	13.2	2.6	3.5	2.7	38	40.7	33.4	38
置信度 (95.0%)	0.323	0.678	0.125	1.149	0.290	0.481	0.691	0.127	0.185	0.193	1.444	1.883	1.098	2.789

表 3-4 绿竹形态性状的相关关系

Tab.3-4 Correlations of the characteristics of the shape of *Dendrocalamopsis oldhami*

性状 指标	平均 胸径 (cm)	平均 株高 (m)	枝下 高 (m)	叶长 (cm)	叶宽 (cm)	长宽 比	分枝 数	最长 枝 (m)	冠幅 南北 (m)	冠幅 东西 (m)	节长 (上)	节长 (中)	节长 (下)
平均株高	0.897**	1.000											
枝下高	0.281	0.543*	1.000										
叶长	0.574*	0.553*	-0.190	1.000									
叶宽	0.800**	0.766**	0.274	0.510	1.000								
长宽比	-0.463	-0.406	-0.336	0.127	-0.777**	1.000							
分枝数	-0.039	-0.206	-0.291	-0.221	-0.013	-0.206	1.000						
最长枝	-0.306	-0.545	-0.831**	-0.073	-0.349	0.228	0.385	1.000					
冠幅南北	0.541	0.318	-0.430	0.533	0.487	-0.244	-0.049	0.313	1.000				
冠幅东西	-0.335	-0.211	-0.069	-0.317	-0.247	0.001	0.133	0.523	-0.175	1.000			
节长(上)	0.361	0.519	0.122	0.595*	0.473	-0.102	-0.107	-0.150	0.248	0.069	1.000		
节长(中)	-0.063	0.048	-0.089	0.455	0.008	0.276	-0.094	0.144	-0.078	0.387	0.453	1.000	
节长(下)	0.110	0.198	-0.156	0.572*	0.005	0.410	0.182	-0.079	-0.006	-0.202	0.515	0.618*	1.000
节数	0.636*	0.634*	0.315	0.303	0.854**	-0.731*	-0.179	-0.373	0.449	-0.259	0.451	-0.320	-0.294

注:  $r_{0.05}=0.553$ ;  $r_{0.01}=0.681$

下高与最长枝呈极显著相关，相关系数 0.831。在叶片性状分析中，叶片长度与胸高节长呈显著正相关，叶片宽度与节数呈极显著相关。

因此，平均株高、叶片长与宽等性状不仅是作为植物学重要的表型特征，而且这些性状指标反映植株的遗传特性及其生态适应性，同时直接关系和株地上部生物量的大小，是绿竹今后表型研究和遗传差异分析时应该重点考察的表型指标。

#### (5) 各地绿竹形态特征的聚类分析

根据绿竹不同产地的形态特征，利用 DPS 统计分析系统，采用类距算法 (UPGMA) 作聚类分析，结果见图 3-2。以阈值  $T=5.0$  为界，将 12 个绿竹材料分成四类，ZP、LY、ZZ、TA、AD、LH、YC、FL、HG 为第一类；YQ 为第二类；FA 为第三类；YT 为第四类。

根据绿竹形态特征指标：秆性状、叶性状、分枝性状等的聚类结果，将叶片大小，胸径、秆高等相似的亲本聚在一起。其中 FA、YX、YT 的形态指标，与其它类型相差较大，单独划分为一类；第一大类表现出产地的地理位置接近，其聚类距离较小，如 ZP、LY、ZZ、TA 为福建省闽西、闽南产地，表现为主秆分枝较高，胸径较大，冠幅相对较小，AD、LH 为浙江产地，但也有例外情况，如 YC（永春）与 HG（苍南）、FL（龙湖）的地理距离相对较远。这是由于形态特征受外界因素的影响较大，致使部分聚类分析结果不能够全面反映出内在的遗传关系。

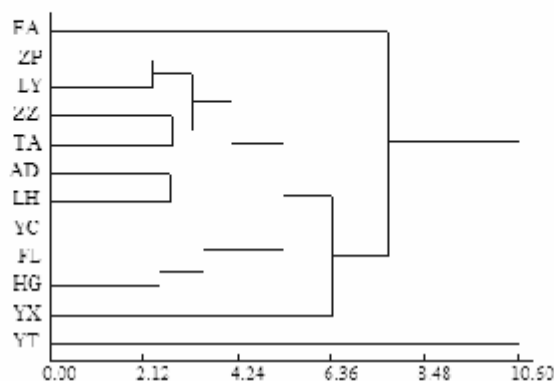


图 3-2 绿竹形态特征聚类分析图

Fig.3-2 Clustering analysis graph of characteristics of the shape of *Dendroculamopsis oldhami*

#### 3.2.1.2 主要质量性状的地理差异

##### (1) 竹秆、秆箨形态特征差异

秆箨通常是竹类分种的重要依据，由表 3-b，根据秆箨特征可以初步将所调查的不同产地来源绿竹在生物学上有区别的差异，包括秆色、刺毛、短毛等。根据箨片特征可以初步将所调查的绿竹归成三大类，其中浙江 HG 秆具明显的黄条纹、秆箨亦有

黄条纹,可独立成一类。ZP、LY、TA 等地竹秆色较深,箨片初多见贴生刺毛或褐色短毛;LL、AD、LL 等地竹秆箨片儿无毛或少量短毛。

表 3-5 各地绿竹种与秆箨特征

Tab.3-5 Characteristics of the stalk and sheath of bamboo from different original places

产地 代号	竹秆、秆箨特征
FA	秆绿色;箨鞘浅黄色,易脱落,厚革质,早期被短刺毛,多集于口下部;箨耳较大,略外翻,边缘具细刚毛;箨舌较宽,截形,边缘具毛;箨叶三角形,边缘及两侧均具短黄色细毛。
YC	秆绿色或黄绿色;箨鞘黄绿色,背面幼时贴生褐色短毛,后无毛;箨耳小,长椭圆形,边缘有细毛;箨舌小,截平,高 1-2mm,近全缘;箨叶直立,长三角形。
YN	秆绿色;箨鞘黄绿色,质地稍硬,两肩微隆起,边缘具稀疏细毛或近于无毛;箨耳狭窄,细线形,向外略翻;箨舌外缘有细锯齿;箨叶长披针形,腹面光滑。
TA	秆深绿;箨鞘黄色,纸质,背面幼时被短刺毛,成长后无毛;箨舌微小,截平,近全缘;箨耳小,长椭圆形,边缘有细毛;箨叶直立,长三角形。
YT	秆绿色或黄绿色;秆箨黄绿,坚韧,背面幼时有贴生棕色短毛,成长后无毛,具光泽;箨舌微小,高 1mm,近全缘,截平;箨耳小,椭圆形;箨叶直立,三角形披针状;叶耳微小,边缘有细毛;叶舌稍显著,截平。
ZZ	秆绿色;箨鞘大,革质,背面基部有贴生刺毛,具条纹;箨耳小;箨舌显著,稍截平,顶端稍具齿;叶鞘具条纹,无毛,叶耳缺或无,具紫纹,先端截形微凹,两肩微隆起,背面贴生棕色短毛,尤以下部为密;箨耳狭,线形,略向外反折;箨舌边缘有细齿;箨叶卵状披针形,反转成外展,基部收缩。
LY	秆深绿色;秆箨脱落性,箨叶常外翻、小,基部狭;箨鞘棕黄色,硬革质,稍大,基部宽,顶端截形;箨耳缺或不显著;箨舌发达。
ZP	秆深绿色;秆箨脱落性,黄棕色,背面贴生短毛,多集中下部,质坚韧;箨舌中部高 2-3mm,顶端截平,具细锯齿;箨耳直立,长三角形,下部为三角形卵状,基部紧窄,略为心型或截形。
LL	秆绿色;秆箨脱落,背面无毛,质坚韧;箨舌中部高 2mm 左右,顶端拱形或截平,具细锯齿;箨耳较大,与箨叶分开;箨叶直立,三角形披针状,基部呈圆形紧窄,边缘无纤毛,略为心型或截形,腹面可见明显的粗毛。
HG	秆绿色,间有黄色条纹;箨鞘有黄色条纹,易脱落,厚革质,背面幼时儿无毛,先端近截形;箨耳小,向外翻,边缘被细刚毛;箨舌细齿状,先端被短纤毛,箨叶三角形。
FL	秆绿色;秆箨易脱落,背面无毛或具少短毛,革质坚韧;箨舌中部高 2-3mm,顶端截平,具细锯齿;箨耳直立,三角形披针状;边缘有纤毛,下部为三角形卵状,基部紧窄,略为心型或截形。
AD	秆绿色;秆箨易脱落,背面无毛或具少短毛,质厚坚韧;箨舌中部高 1-1.5mm,边缘有齿,顶端拱形或截平;箨叶直立,三角形披针状;基部紧窄,略为心型或截形。

## (2) 竹笋的形态特征差异

表 3-6 各地绿竹笋形态观察  
Tab.3-6 Description of the shape of bamboo shoot

产地 代号	笋特征
FA	个体中等, 未出土或刚出土, 笋黄色, 上部笋带些绿色边缘具长纤毛, 或刺毛, 笋箨厚革质, 光滑无毛或有微毛, 笋叶三角状, 底边有圆形收缩, 笋叶状时笋叶边缘线状, 宽 1-2mm, 长 5-8mm, 倒下, 稍延反卷, 笋舌高 1-1.5mm, 边缘线状或具疏尖齿。
YC	个体大, 不似马蹄形, 已出土, 笋质稍苦, 笋鞘厚革质上部深绿色, 下部黄色, 基部有白色, 毛被发亮, 边缘有长粗毛, 笋叶明显, 为笋叶基部下延而成有较长的缝毛, 笋叶三角状, 基部下延与笋叶相连, 腹面有明显的尖毛, 沿纵条线中, 笋舌宽 2-3mm, 有细齿。
FL	笋体大, 马蹄形, 未出土, 具 FA 近似, 笋厚革质, 下部黄色上部带绿色, 成纵条状, 上部边缘有纤毛, 笋叶三角形, 先端渐尖, 边缘有较短而密的毛, 似无毛, 腹面沿纵有短毛(少而不易见到), 笋舌 2-3mm 边缘有细尖齿。笋叶状长条形, 横时笋叶边缘, 基部两侧, 曲折而翻卷。
YX	笋体较小, 马蹄形, 未出土, 笋厚革质基部黄色, 上部带斑状绿色, 笋叶三角形, 未见毛, 基部具笋叶, 相连处有长纤毛, 腹面粗糙, 未见毛, 笋叶横时笋上部相侧似笋叶相连, 长 1.2cm, 宽 2-3mm, 最顶上几个笋叶基部具笋叶明显相连而笋叶愈下部愈大, 而边缘有明显缝毛, 笋舌有细须, 有时波状。
HG	具浙江苍南凤岭的绿竹没有什么区别, 笋叶腹面稍粗糙, 但未见毛。顶上几个老的笋叶较大而具笋叶相连, 而有较长的软缝毛。
LF	笋体较小, 稍有长尖锥形, 不似马蹄形, 笋叶三角形, 基部明显圆形收缩, 具笋叶分节, 边缘无纤毛, 腹面可见明显的粗毛, 沿条状集生, 上部几片笋叶笋叶较大, 而愈下愈大而有长缝毛, 下部的笋鞘笋叶狭小而翻卷。
AD	笋体稍小, 马蹄形, 笋厚革质, 上部深绿色, 下部黄色。笋叶三角形, 先端长渐尖, 腹面粗糙可见粗毛, 笋舌低, 0.5-1.5mm, 波状忽高忽低, 边缘有齿, 其他同绿竹。
LY	笋体大, 未出土, 马蹄形, 全黄色, 笋叶小三角形, 腹面粗糙, 边缘有疏粗毛, 笋舌高 2mm, 边缘有细齿, 笋叶具其他一样, 尤其上部笋叶有明显的较大耳及缝毛。
YF	笋体中等, 未出土, 底部笋肉粗。笋厚革质, 黄色带绿黄色斑块, 微有纵条纹, 笋基部背面无很白色毛, 线。笋叶三角形, 渐尖, 背无毛, 腹面粗糙或光滑但未见有毛, 笋叶高 5-6mm, 长 1cm, 与笋叶相接, 有时明显具笋叶分开, 多折而翻卷, 笋舌高 1-2mm, 高低不等, 呈波状, 有时两侧有粗齿。
ZP	笋中大, 笋味平淡, 笋箨厚革质。被包部分黄色, 露白部分绿色, 背有灰尘状黄色毛被上边缘有褐黄色长刺毛, 顶端下凹, 笋, 笋叶宽卵状三角形, 背面光滑, 腹面粗糙, 但未见毛。笋叶明显, 紧接笋叶基部向两侧叶倒, 有时反卷, 尤其顶端较宽大而反卷, 有明显缝毛, 耳长约 1cm, 高 2-5mm。笋舌凹弧形, 中央舌较边缘稍低, 高 1.5mm, 边缘高 2-3mm, 边缘具齿状, 明显。
IA	笋体中等, 笋味较平淡, 笋箨厚革质。被包部分黄色, 背有灰尘状黄色毛被上边缘有褐黄色长刺毛, 顶端下凹, 笋, 笋叶宽卵状三角形, 背面光滑, 腹面粗糙, 但未见毛。笋叶明显, 紧接笋叶基部向两侧叶倒, 有时反卷, 尤其顶端较宽大而反卷, 有明显缝毛, 耳长约 1cm, 高约 2mm。笋舌截平, 高约 2mm, 边缘具齿状, 明显。
ZZ	笋体稍大, 笋味略涩, 笋箨厚革质。被包部分黄色, 背有灰尘状黄色毛被上边缘有褐黄色长刺毛, 顶端下凹, 笋叶三角形, 背面光滑, 腹面粗糙, 未见毛。笋叶明显, 紧接笋叶基部向两侧叶倒, 不反卷, 有明显缝毛, 耳长约 0.5-1cm, 高约 2mm。笋舌截平, 高约 1-2mm, 边缘具齿状。



由表 3-6, 各地竹笋形态观察表明, 不同产地绿竹在竹笋特征上一些差异, 但大部分产地绿竹在诸多指标有着较为相似的特征, 仅见笋舌高度, 繸毛多少的小变化。

### 3.2.2 竹笋营养品质的地理差异

竹笋是一种高纤维、高氮且糖类、粗脂肪含量低的食物, 其笋质脆嫩, 味道鲜美、营养丰富, 是理想的保健佳品和纯天然绿色食品, 符合现代人们对食品的需求。绿竹笋富含 17 种氨基酸, 其中人体必需的 8 种氨基酸约占 35%; 钾、钙、磷、锌、铁等人体必需矿物质元素也十分丰富; 此外还有脂肪、糖类、有机酸、胡萝卜素、维生素 B1 及 B2、维生素 C 等多种营养成分。各地绿竹的盛笋期均在夏季 7-8 月份, 笋期前后可达到 4-5 个月。对绿竹笋笋的品质与利用价值有研究报告 (肖丽霞, 2004)。本部分着重通过对不同产地绿竹笋的物理性状与营养成分分析比较, 阐明各地绿竹笋养分与产地土壤的相关关系, 为发展绿竹优良品种选育和绿竹丰产栽培、合理采收技术提供理论依据。

#### 3.2.2.1 绿竹笋的物理性状分析

2006 年 7 月收集了 12 个不同产地绿竹笋测定其物理性状, 结果列于表 3-7、3-8。

表 3-7 各地绿竹笋物理性状  
Tab.3-7 Physical characteristics of bamboo shoots from different places

产地	直径(cm)	高度(cm)	去壳净重(g)	总重量(g)	可食率(%)
YX	7.7±0.237	15.7±0.298	218.9±2.023	304.0±2.324	72.0±0.028
FA	8.8±0.275	15.3±0.352	360.8±1.986	456.1±2.145	79.1±0.016
ZZ	8.2±0.255	9.5±0.276	236.0±1.348	288.0±1.456	81.9±0.023
LY	4.9±0.261	7.6±0.304	38.3±1.875	67.8±1.734	56.5±0.025
FL	8.6±0.243	12.5±0.321	318.9±1.165	409.9±1.165	77.8±0.019
HG	8.0±0.178	13.3±0.258	276.1±2.120	361.2±2.003	76.4±0.021
OD	7.7±0.219	13.7±0.244	270.0±1.946	355.0±2.080	76.1±0.019
LH	6.7±0.220	15.8±0.315	162.0±1.885	255.8±1.983	63.3±0.023
YC	7.8±0.329	18.5±0.267	207.3±1.907	390.7±1.783	53.1±0.028
YT	7.0±0.217	15.6±0.238	174.8±1.943	273.8±1.942	63.8±0.025
TA	7.1±0.235	11.6±0.253	153.7±2.090	201.1±1.937	76.4±0.023
ZP	8.4±0.215	15.3±0.274	195.8±1.787	308.3±2.168	63.5±0.022

注: 表中数据为平均值±标准误差

由表 3-7、3-8 可知, 各地栽培的绿竹笋的物理性状差异较大。各产地绿竹地径、笋高、总重量、去壳净重的平均值分别 7.693cm、14.386cm、313.393g、216.243g,

相对应性状的变异系数为 13.27%、23.38%、32.45%、36.13%。以去壳净重的变异最大；竹笋可食率（去壳净重/总重量）为 68.7%，其变异系数 16.33%，变幅为 36.5%。

表 3-8 各地绿竹笋物理性状描述统计分析

Tab.3-8 Descriptive statistics of the physical characteristics of bamboo shoot from different places

参数	地径(cm)	笋高(cm)	去壳净重(g)	总重量(g)	可食率(%)
平均值	7.693	14.386	216.243	313.393	68.8
标准误差	0.773	0.899	20.882	27.178	3.003
中位数	7.9	15.3	211.95	306.15	71.03
标准差	1.021	3.363	78.134	101.691	11.236
变幅	3.9	12.7	322.5	388.3	36.5
变异系数	13.27	23.38	36.13	32.45	16.33
最小值	4.9	7.6	38.3	67.8	44.4
最大值	8.8	20.3	360.8	456.1	82.1

表 3-9 绿竹笋物理性状相关分析

Tab.3-9 Correlations of the physical characteristics of bamboo shoot

物理性状	地径(cm)	高度(cm)	壳重(g)	去壳净重(g)	总重量(g)
直径(cm)	1				
高度(cm)	0.424	1			
壳重(g)	0.458	0.752**	1		
去壳净重(g)	0.773**	0.339	0.228	1	
总重量(g)	0.819**	0.623*	0.655*	0.885**	1
可食率(%)	0.258	-0.327	-0.637*	0.532*	0.108

注：相关系数显著性水平  $r_{0.05}(12)$  0.532； $r_{0.01}(12)$  0.661

由表 3-9 可知，各地绿竹笋各项物理性状之间存在密切相关性。笋地径与去壳净重、笋高与壳重达极显著水平的正相关，总重量与地径、笋高、壳重、去壳净重等 4 个因子均存在显著或极显著的正相关，可食率与壳重显著负相关、与去壳净重显著正相关，但可食率与地径、笋高的相关性并不明显。各地绿竹笋的物理性状各因子方差分析（表 3-10），各地绿竹的差异达到极显著水平，各因子 F 值均大于 2.958，其中因子壳重的差异最显著，F 值为 19.304，其次为可食率和笋地径，F 值分别为 11.279、10.716，而笋高度的差异最小，F 值为 3.526。

经多重比较（表 3-11），12 个产地来源的各项指标平均值存在不同程度显著差异，FA、FL 绿竹笋的直径、净重、总重量值最大，LY 产地笋的直径、净重、总重量和可

食率最小,并且与其它产地绿竹存在极显著差异,AD、YC、ZZ、ZP之间的笋直径、净重、总重量和可食率则差异不显著,YC绿竹笋的高度和壳重最大,LY的最小,

表 3-10 各地绿竹笋物理性状方差分析

Tab.3-10 Variance analysis for the physical characteristics of bamboo shoot from different places

物理性状	变异来源	df	SS	MS	F
地径(cm)	产地间	38.3467	12	3.1956	10.716**
	产地内	7.7533	26	0.2982	
	总计	46.1	38		
高度(cm)	产地间	353.3656	12	29.4471	3.526**
	产地内	217.1467	26	8.3518	
	总计	570.5123	38		
壳重(g)	产地间	108018.6	12	9001.548	19.304**
	产地内	12124.15	26	466.3134	
	总计	120142.7	38		
去壳净重(g)	产地间	232280.5	12	19356.7	8.783**
	产地内	57302.19	26	2203.93	
	总计	289582.6	38		
总重量(g)	产地间	388663.7	12	32388.64	9.598**
	产地内	87741.68	26	3374.68	
	总计	476405.4	38		
可食率(%)	产地间	4584.052	12	382.0043	11.279**
	产地内	880.5791	26	33.86843	
	总计	5464.631	38		

注:  $F_{0.05}(12,28)=2.148$   $F_{0.01}(2,38)=2.958$

表 3-11 各地绿竹笋物理性状多重比较

Tab.3-11 Multiple comparison of the physical characteristics of bamboo shoot from different places

产地	直径(cm)	高度(cm)	壳重(g)	净重(g)	总重量(g)	可食率(%)
ZZ	8.2a	13.1ab	57.53Aa	226.3aB	283.83acB	79.66a
FA	8.75a	15.25ae	95.32b	360.82bC	456.13b	79.17a
FL	8.57a	12.5ab	91.02ab	318.88b	409.9b	77.46a
TA	7.08bcd	11.63Abc	47.35A	153.71de	201.06B	76.94a
AD	7.67ab	13.67a	85.07ab	269.96a	355.03ab	76.49a
HG	8.00a	13.33ac	85.1ab	276.06ab	361.16ab	76.41a
YX	7.67ad	15.67ae	85.11ab	218.93ae	304.04acd	71.89ab
ZP	8.43a	15.33ae	112.44b	195.84de	308.28acd	64.19Bb
YT	7.00bcd	15.63ae	99.07b	171.76de	273.82aBc	64.01Bbd
LH	6.67c	15.83ad	93.77b	162.04Bd	255.81Bc	61.04Cd
LY	4.93A	7.63A	29.54A	38.25A	67.8A	57.37BC
YC	7.75ac	18.5de	183.47B	207.28ad	390.75bd	53.06C

注: 大写字母代表  $P<0.01$ , 小写字母代表  $P<0.05$ 。

LH、YX、YT、ZP、FA、AD、HG、ZZ、FL 的竹笋高度之间差异不明显,但 LY 的高度与其他原产地的绿竹存在极显著差异。ZZ、FA、FL、TA、AD、CN、YC 等产地的竹笋可食率较其他 5 个产地的值更大,他们之间差异不显著,但均与 ZP、YT、LH、LY、YC 存在极显著差异。

因此,不同产地绿竹笋由于各地绿竹的生长习性不同,笋地径变化较大;从绿竹笋的采收方式来说,对绿竹笋采收的高度因各地差异也达极显著水平,绿竹笋的可食率相应地有不同,以 ZZ、FA 的可食率最高,为较适宜栽培技术与采收方式。

### 3.2.2.2 绿竹笋营养成分分析

#### (1) 不同产地的蛋白质水解氨基酸浓度分析

氨基酸是合成蛋白质的重要组成成分,是人体重要的营养物质,它对人体新陈代谢的调节具有重要的作用。绿竹笋不仅因其笋质脆嫩,鲜甜可口,而且富含营养,人

表 3-12 不同产地绿竹笋水解氨基酸含量  
Tab.3-12 The content of Hydrolyze amino acids of bamboo shoot from different places

产地编号	FA	YT	YX	ZP	YC	LY	ZZ	TA	HG	FL	AD	LH
笋样编号	FA	YT	YX	ZP	YC	LY	ZZ	TA	CN1	CN2	RA1	RA2
天门冬氨酸 Asp	22.17	18.36	20.30	23.26	18.74	26.74	19.01	24.90	25.89	20.25	26.63	23.49
苏氨酸 Thr	6.34	5.75	6.11	7.44	6.88	8.38	6.45	7.34	6.25	5.33	6.26	7.10
丝氨酸 Ser	6.48	5.91	5.94	7.91	6.75	9.26	5.79	7.82	6.86	5.88	7.29	7.74
谷氨酸 Glu	21.25	17.92	21.79	23.93	19.30	29.01	32.02	24.35	27.10	19.09	21.49	24.62
甘氨酸 Gly	5.06	5.87	5.29	6.03	6.33	7.48	5.62	5.62	5.18	4.85	5.57	6.11
丙氨酸 Ala	11.64	10.67	11.10	11.97	11.86	14.56	9.53	9.75	13.04	10.54	11.61	13.88
胱氨酸 Cys	2.33	1.99	1.98	2.25	2.20	2.35	1.85	1.92	2.22	1.27	2.36	2.64
缬氨酸 Val	5.87	6.05	6.48	7.73	6.78	8.16	6.32	6.36	6.41	4.98	6.18	7.13
蛋氨酸 Met	1.45	1.11	1.38	0.83	1.25	1.02	1.19	1.64	1.17	1.17	1.07	1.32
异亮氨酸 Iso	4.83	4.07	4.21	4.64	4.38	5.09	4.68	4.70	3.19	3.45	4.55	4.92
亮氨酸 Leu	8.24	8.70	8.75	9.73	9.88	10.74	7.93	8.62	8.17	7.39	8.76	9.80
酪氨酸 Tyr	0.85	1.89	1.82	2.46	2.37	2.40	1.03	1.07	1.23	0.70	1.74	2.67
苯丙氨酸 Phe	4.72	3.76	4.56	4.29	5.09	5.36	4.75	4.27	4.57	3.30	4.55	3.90
赖氨酸 Lys	5.14	4.86	4.74	6.40	7.18	11.74	5.19	5.00	4.59	5.04	5.08	5.57
组氨酸 His	1.88	2.33	2.57	2.79	2.20	3.93	2.48	3.27	2.18	1.85	2.65	3.15
精氨酸 Arg	7.09	4.40	4.44	6.62	6.20	7.29	6.74	3.81	5.93	4.72	4.57	7.45
脯氨酸 Pro	1.99	2.59	2.15	1.43	2.74	1.47	2.66	3.66	1.98	2.25	2.24	2.36
总量	117.32	106.22	113.60	129.72	120.13	155.0	123.22	124.11	125.94	102.05	122.61	133.86

备注:氨基酸含量单位 mg/g。

体必需的赖氨酸、色氨酸、苏氨酸、苯丙氨酸，以及在蛋白质代谢过程中占有重要地位的谷氨酸和有维持蛋白质构型作用的脯氨酸，都有一定的含量，为优良的保健蔬菜(刘明池，2002)，此外笋体酪氨酸含量较低，加工成的罐头不易产生白色沉淀，是鲜食和加工性能俱佳的食用笋品种。

2006年7月选择出笋盛期的12个产地的绿竹笋检测分析(表3-12)，分析数据进行统计性描述(表3-13)，由17种蛋白质水解氨基酸浓度变化看，绿竹笋氨基酸平均含量以谷氨酸为最高，平均值达23.47mg/g，其次为天门冬氨酸，平均为22.48mg/g，浓度最低的分别是酪氨酸(1.69mg/g)、蛋氨酸(1.22 mg/g)。不同产地间变异系数最大值为酪氨酸含量(41.2%)，其次为赖氨酸(33.9%)、脯氨酸(26.1%)。

经方差分析(表3-14)，不同产地间与不同氨基酸种类的差异极显著，种源间  $F=5.658>F_{0.01}(11,203)=2.350$ 、不同氨基酸种类  $F=264.516>F_{0.01}(16,203)=2.104$ 。在所有分析样品中，水解氨基酸总量超过平均值的产地有6个，其中LY的水解氨基酸总量最高，为155.0mg/g；其次为RA2(LH)、ZP、CN1(HG)、TA、ZZ；最小值为CN2(FL)，102.05mg/g；变幅52.95mg/g，变异系数11.1%。

表3-13 各地绿竹笋游离氨基酸描述性统计分析

Tab.3-13 Descriptive statistics of hydrolyze amino acids of bamboo shoot from different places

参数 含量	平均值	标准 误差	中位数	标准差	变幅	最小值	最大值	变异 系数
天门冬氨酸	22.48	0.9016	22.715	3.1233	8.38	18.36	26.74	13.9
苏氨酸	6.64	0.2406	6.395	0.8333	3.05	5.33	8.38	12.6
丝氨酸	6.97	0.3091	6.805	1.0707	3.17	5.79	9.26	15.4
谷氨酸	23.49	1.2257	22.86	4.2461	14.1	17.92	32.02	18.1
甘氨酸	5.75	0.2030	5.62	0.7033	2.63	4.85	7.48	12.2
丙氨酸	11.68	0.4448	11.625	1.5407	5.03	9.53	14.56	13.2
胱氨酸	2.11	0.1004	2.21	0.3477	1.37	1.27	2.64	16.5
缬氨酸	6.54	0.2431	6.385	0.8421	3.18	4.98	8.16	12.9
蛋氨酸	1.22	0.0614	1.18	0.2128	0.81	0.83	1.64	17.5
异亮氨酸	4.39	0.1672	4.595	0.5793	1.9	3.19	5.09	13.2
亮氨酸	8.89	0.2779	8.725	0.9627	3.35	7.39	10.74	10.8
酪氨酸	1.69	0.2003	1.78	0.6939	1.97	0.7	2.67	41.2
苯丙氨酸	4.43	0.1649	4.555	0.5713	2.06	3.3	5.36	12.9
赖氨酸	5.88	0.5743	5.11	1.9896	7.15	4.59	11.74	33.9
组氨酸	2.61	0.1755	2.525	0.6078	2.08	1.85	3.93	23.3
精氨酸	5.77	0.3772	6.065	1.3066	3.64	3.81	7.45	22.6
脯氨酸	2.29	0.1726	2.245	0.5979	2.23	1.43	3.66	26.1
总量	122.82	3.9371	122.92	13.6385	52.95	102.1	155	11.1



已有研究表明,天门冬氨酸与谷氨酸是影响竹笋鲜味的主要成分。分析的绿竹笋样品中,天门冬氨酸与谷氨酸之和大于平均值(45.97mg/g)的产地有7个依次为:LY、CN1、CX2、TA、RA1、RA2、ZP,变化幅度36.28-55.75mg/g。

表 3-14 方差分析  
Tab.3-14 Variance analysis

差异源	SS	df	MS	F	F <sub>0.01</sub>
水解氨基酸间	8174.513	16	510.9071	264.516**	2.104
产地间	120.2075	11	10.92795	5.658**	2.350
误差	339.9408	176	1.931482		
总计	8634.661	203			

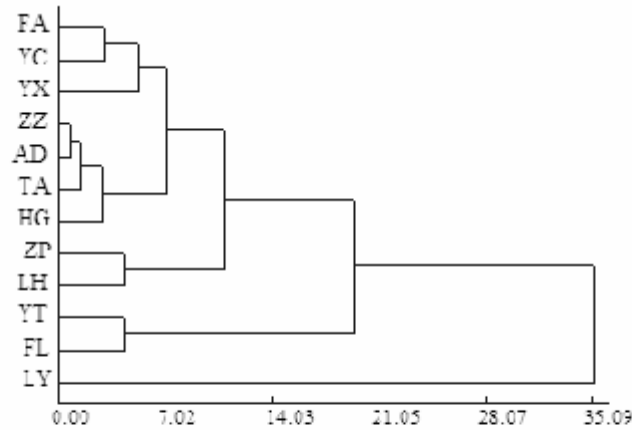


图 3-3 聚类分析图

Fig.3-3 Clustering analysis graph for the content of Hydrolyze amino acids

根据绿竹不同产地所含游离氨基酸总量,利用 DPS 统计分析系统,采用类距法作聚类分析,结果见图 3-3。以阈值  $T=6.0$  为界,将 12 个绿竹笋样品分成四类,第一类 FA、YC、YX、ZZ、AD、TA、HG;第二类 ZP、LH;第三类 YT、FL;第四类 LY。聚类结果表明,不同产地笋样品水解氨基酸含量与产地地理位置相关不明显。

(2) 不同产地绿竹笋营养成分分析

不同产地绿竹笋主要营养物质测定结果表明,各营养成分的含量具有较大的差异(表 3-15、3-16)。分析显示,绿竹不同产地笋样的营养成分:还原糖、水溶性总糖、粗蛋蛋白质、粗纤维总量平均含量分别为 17.76%、21.1%、25.1%、8.9%,此外,水分、总灰分平均含量为 91.85%、8.57%。从绿竹笋 6 个主要品质性状的变幅看,极差分别为 19.7%、19.9%、9.5%、11.2%、3.8%、5.8%,表明不同产地绿竹之间的品质性状差异较大。就不同性状的变异程度而言,粗纤维含量的变异最大,变异系数达 37%,其次为还原糖含量 36.2%,然后是变异系数依次减小的含量是水溶性总糖、总灰分、

和蛋白质的变化,水分含量变化最小,变异系数为 1.1%。各成分含量的相关分析表明,笋体各营养成分之间相关性有差异,水溶性总糖与还原糖达极显著水平,水溶性总糖与总灰分,粗纤维与还原糖的相关性达显著性水平,其它成分相关不显著。

表 3-15 各地绿竹笋营养成分分析(%)  
Tab.3-15 Nutrition components of bamboo shoot from different places

产地 营养成分	FA	YX	YT	YC	LY	ZZ	ZP	TA	FL	HG	AD	LH
还原糖	24.3	27	19.2	11.9	10.7	7.3	8.0	17.1	20.8	23.8	19.5	23.0
水溶性总糖	29.5	31.6	25.3	15.0	13.1	11.7	16.0	20.4	17.8	24.0	25.9	24.8
粗蛋白质	24.3	23.4	30.2	23.2	29.8	25.0	22.9	26.2	23.7	28.7	22.7	25.3
水份	92.3	91.6	91.9	92.7	89.5	91.4	90.7	92.7	93.3	91.3	92.6	92.4
总灰分	8.9	5	8.3	10.8	9.2	8.3	8.6	9.5	8.8	7.7	8.6	7.9
粗纤维	7	8	8.9	15.2	10	10	11.3	8.9	6	5	7	4

注:水份是占鲜基重量%;总蛋白质含量、还原糖、水溶性总糖、粗纤维、灰分是占烘干基重量%。

由表 3-16,对不同产地绿竹笋品质变异分析表明,还原糖含量变幅范围在 7.3-27%之间,最大值为 YX(尤溪),最小值为 ZZ(漳州),两者比为 3.7;在水溶性总糖的变幅范围为 11.7-31.6%之间,最高种源 YX 与最低种源 ZZ 的比值 2.7;粗蛋白质含量的变幅为 22.7-30.2%,含量最高产地为 YT(永泰),低的种源 AD(岱底),最高与最低种源的比值为 1.3;水份含量变幅范围为 89.5-93.3%,最高种源 CN(苍南)与最

表 3-16 笋营养成分描述性统计分析  
Tab.3-16 Descriptive statistics of the nutrition compositions of bamboo shoot

营养成分	还原糖	水溶性总糖	粗蛋白质	水份	总灰分	粗纤维
平均值	17.72	21.26	25.45	64.43	91.87	8.47
标准误差	1.9379	1.8875	0.7812	3.7817	0.3018	0.3928
标准差	6.7129	6.5383	2.7061	13.1002	1.0456	1.3607
方差	45.063**	42.750**	7.323**	171.615**	1.093*	1.852*
变幅	19.7	19.9	7.5	38	3.8	5.8
最小值	7.3	11.7	22.7	44	89.5	5
最大值	27	31.6	30.2	82	93.3	10.8
变异系数	37.89	30.76	10.63	20.33	1.14	16.07
置信度(95.0%)	4.265	4.154	1.719	8.323	0.664	0.865

低种源 LY (龙岩) 比值为 1.05; 总灰分变幅 5-10.8%, 最高种源 YC (永春) 与最低种源 YX 的比值为 2.16; 粗纤维含量变幅 4-15.2%, 最高种源 YC (永春) 与最低种源 LH (龙湖) 的比值 3.8。

以绿竹不同产地笋体的营养成分中还原糖、水溶性总糖、粗蛋白质三者含量之和分析不同产地间的差异, 各产地间变异系数为 0.594, 变异幅度为 44-82%, 含量最高的种源为 YX (尤溪), 最低的种源为 ZZ (漳州)。

由表 3-17, 绿竹笋各养分指标之间存在不同的显著性差异。还原糖与水溶性总糖呈极显著正相关, 相关系数 0.8928, 与粗纤维的相关系数为-0.6282, 呈显著负相关; 水溶性总糖与总灰分呈显著负相关, 相关系数为-0.5943。经方差分析 (表 3-18), 不同产地绿竹之间的差异未达显著水平,  $F=1.145 < F_{0.05}(11,71)=2.589$ , 而各营养成分之间的  $F=686.98 > F_{0.01}(5,71)=3.370$ , 差异达极显著水平。

表 3-17 养分营养成分的相关分析

Tab.3-17 Correlations of the nutrition components of bamboo shoot

养分指标	还原糖	水溶性总糖	粗蛋白质	水份	总灰分	粗纤维
水溶性总糖	0.8928**					
蛋白质	-0.0083	-0.0234				
水份	0.4238	0.3197	-0.3836			
总灰分	-0.5184	-0.5943*	-0.1045	0.1519		
粗纤维	-0.6282*	-0.5409	-0.3305	-0.2167	0.5492	
水解蛋白质总量	-0.4647	-0.5503	0.0785	-0.3540	0.4497	0.1894

注:  $r_{0.05}(11)=0.553$ ;  $r_{0.01}(11)=0.684$

表 3-18 方差分析

Tab.3-18 Variance analysis for the nutrition compositions and different original places

差异源	SS	df	MS	F	$F_{0.01}$	$F_{0.05}$
营养成分间	59954.68	5	11990.94	686.980**	3.370	2.383
产地间	219.8967	11	19.99061	1.145	2.589	1.968
误差	960.0017	55	17.45458			
总计	61134.58	71				

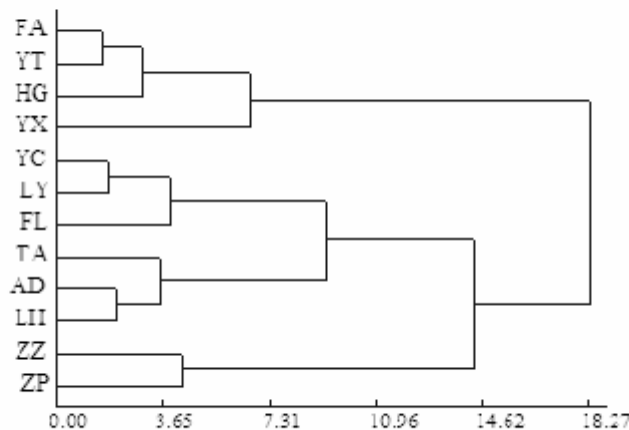


图 3-4 绿竹笋有效营养成分聚类分析图

Fig.3-4 System cluster graph for the nutrition components of bamboo shoot

选择笋体有效营养成分指标：还原糖、水溶性总糖、粗蛋白质、粗纤维含量之和进行系统聚类分析，建成树系图（图 3-4）。以阈值  $T=10.0$  为界，将 12 个绿竹笋样的有效营养成分分成三类，第一类 FA、YT、HG、YX，各产地平均值为 85.05%；第二类 YC、LY、FL、TA、AD、LII，各产地平均值 70.3%；第三类 ZZ、ZP，平均值为 56.1%，由此表明，第一类的有效营养成分较高，同时 4 个产地也是绿竹的主要产区或名产区，但各地绿竹笋营养成分聚类结果与产地的地理位置关系并不显著。

### 3.2.2.3 绿竹笋品质与土壤因子的相关分析

影响绿竹生存、生长、产量与品质的因素有许多，除遗传要素以外，还有气候要素、土壤要素、栽培要素等，其中土壤因素是重要的因素之一，探讨各地土壤对绿竹笋品质的影响效应，可为绿竹的差异分析以及栽培技术提供参考。

#### (1) 各地土壤养分指标的综合评价

##### 1) 土壤主要养分分析

土壤养分含量状况是决定土壤肥力水平的关键因子，分析测定 12 个土样的 6 项土壤养分含量指标，见表 3-19。结果表明，不同绿竹栽培地的土壤肥力有所不同，上层 0-20cm 的土壤营养成分含量普遍高于上层 20-40cm 含量，反映了现有的绿竹林分均具有较集约的人工经营水平，人为活动较为频繁，也使得各地土壤管理水平差异较大，养分水平各异。

### 3 绿竹资源类型与品质变异研究

表 3-19 绿竹产地土壤的营养指标  
Tab.3-19 Analysis of the nutrition of soil from different site

养分含量 产地	pH 值 pH	水解氮含量 (mg/kg) N (H)	全氮含量 (mg/g) N (T)	有效磷含 量 (g/kg) P (A)	速效钾含 量 (g/kg) K (A)	有机质 (g/kg) OM
AD01	5.12	284.0864	0.79	11.6074	0.1498	16.9089
AD02	5.07	179.8396	0.48	3.4964	0.1536	19.7394
CN01	5.43	293.5609	1.5	29.4588	0.2182	23.7651
CN02	5.42	261.9890	1.1	26.0056	0.1957	17.2167
FA01	4.77	114.2000	0.69	7.5678	0.1228	22.8127
FA02	4.58	231.1328	0.51	1.5844	0.0357	21.5837
FL01	5.39	179.6816	1.45	6.0782	0.4150	20.1584
FL02	5.33	385.8175	1.65	29.1322	0.2426	29.9189
LH01	5.48	338.5581	0.96	1.3937	0.1276	21.6365
LH02	5.53	190.7955	1.13	5.7790	0.2596	17.8850
TA01	5.02	171.6028	0.71	5.8468	0.0126	8.8430
TA02	5.61	161.4446	0.75	3.5537	0.0127	10.8123
YC01	4.37	248.6941	0.21	1.3133	0.0891	11.0662
YC02	4.15	236.1796	0.39	1.5952	0.0126	20.5856
YU01	5.65	92.9859	0.53	5.8822	0.0432	1.8281
YU02	5.40	87.3887	0.5	8.6113	0.0223	17.0998
YX01	5.51	163.2173	0.42	3.9680	0.0163	5.1022
YX02	5.38	191.4464	0.31	4.7802	0.0127	12.9278
ZP01	4.91	250.2009	0.42	2.3844	0.0127	6.7865
ZP02	4.95	221.5238	0.37	2.8659	0.0435	10.6396
ZZ101	5.01	179.9422	1.03	7.8099	0.0321	19.3200
ZZ102	4.54	234.5625	0.48	7.0068	0.0589	19.9602
LY01	3.90	246.3430	1.89	15.2911	0.0813	45.6401
LY02	4.49	167.3464	1.13	4.4872	0.1731	26.2059

注：01-土层深度 0-20cm；02-土层深度 20-40cm。

根据 6 项土壤养分指标，求得各养分指标间的简单相关系数，见表 3-20。由表所得，各土样的养分指标之间有相关性，其中速效 K 除了与 pH 值相关性不高，与其它 5 项养分指标均达到显著或极显著的正相关性，速效 K 与全 N 含量达到极显著水平；全 N 与有效 P、有机质之间也都存在极显著的正相关；此外，水解 N 与全 N、速效 K 有显著的正相关性；而土壤 pH 值与其它养分指标相关性均未达到显著水平。由于土壤各养分之间存在着相关性，在分析土壤养分状况时可能有一些信息重叠的影响，因



此采用主成分分析,筛选出多个指标体系中的综合指标以达到最佳组合,客观评价土壤养分含量。

表 3-20 各地土壤养分指标的相关分析

Tab.3-20 Correlations of the nutrition components of soil

养分指标	PH	N (H)	N (T)	P (A)	K (A)
PH 值	1				
N (H)	-0.1047	1			
N (T)	0.1484	0.4268*	1		
P (A)	0.3594	0.3704	0.7266**	1	
K (A)	0.2562	0.6749*	0.8015**	0.6719*	1
OM	-0.3850	0.3704	0.7853**	0.4112	0.6079*

注: 相关系数显著性水平  $r_{0.05}(11)=0.553$ ;  $r_{0.01}(11)=0.684$

## 2) 土壤养分指标的主成分分析

利用主成分分析,求得土壤 6 个养分指标的相关矩阵的特征值及其贡献率和累积贡献率(表 3-21)。

由表 3-21 可见,前 3 个特征根的累积贡献率可达 92.073%,选择主成分数  $K=3$ ,即这 3 个主成分包括了原始数据提供信息总量的 92.073%。6 个特征根的特征向量见表 3-22。依据特征向量计算各地上壤的主成分得分及综合得分值,见表 3-23。

由表 3-23,不同产地绿竹的土壤养分综合得分值,大小依次排列顺序: FI、HG、LH、LY、AD、ZZ、FA、TA、ZP、YX、YT、YC。前 6 个产地土壤,除 LY、ZZ 属闽西、闽南外,其它 4 个为浙南产地土壤。

表 3-21 特征值、贡献率及累积贡献率

Tab.3-21 Characteristics root, contribution rate and cumulative contribution rate

No	特征值	百分率%	累计百分率%
1	3.249	54.156	54.156
2	1.628	27.129	81.286
3	0.647	10.787	92.073
4	0.289	4.818	96.891
5	0.150	2.494	99.384
6	0.037	0.616	100.0000

表 3-22 特征根的特征向量  
Tab.3-22 Power vector of latent root

养分指标	第一主成	第二主分	第三主分	第四主分	第五主分	第六主分
PH 值	0.065	0.818	0.006	0.365	0.139	0.418
N (II)	0.360	-0.166	0.826	-0.072	0.334	0.210
N (T)	0.503	0.017	-0.324	0.192	0.612	-0.480
P (A)	0.431	0.314	-0.163	-0.816	-0.132	0.078
K (A)	0.506	0.091	0.190	0.344	-0.687	-0.331
OM	0.413	-0.444	-0.388	0.201	-0.078	0.660

表 3-23 各地土壤的主成分得分及综合得分  
Tab.3-23 Score of principal component and general score of different soil

产地	Y(1,1)	Y(1,2)	Y(1,3)	Y(1,4)	Y(1,5)	Y(1,6)	综合得分	排序
AD	0.265	0.118	0.447	0.212	-0.422	0.220	0.238	5
HG	3.100	1.386	0.228	-1.329	0.090	0.137	2.043	2
FA	-0.608	-0.845	-0.760	0.137	-0.451	0.216	-0.635	7
FL	3.726	0.662	0.358	0.460	-0.291	-0.333	2.329	1
LI	1.103	0.514	0.760	1.313	0.269	0.184	0.914	3
TA	-1.471	0.951	-0.458	0.088	0.538	-0.233	-0.657	8
YC	-1.244	-1.596	0.931	-0.346	-0.209	-0.011	-0.984	12
YT	-1.985	1.706	-1.520	0.033	-0.398	-0.197	-0.923	11
YN	-1.875	1.159	0.046	0.024	0.135	0.263	-0.782	10
ZP	-1.511	0.037	1.057	-0.178	0.293	-0.107	-0.723	9
ZZ	-0.291	-0.528	-0.321	-0.275	0.234	0.176	-0.337	6
LY	2.016	-2.274	-1.649	0.085	0.343	-0.021	0.421	4

### 3) 各地土壤的聚类分析

对主成分分析的综合得分 F 值进行聚类分析,以欧氏距离为衡量土样间差异的指标,采用类平均法(UPGMA)综合得分进行系统聚类,结果如图 3-5 所示:

对系统聚类图按距离系数  $T=1.0$  截取,将 12 个土壤样品的养分指标综合得分值分为 3 组,第 1 组:岱底、龙湖、龙岩,属浙南、闽西地区,第 2 组包括:福安、漳州、同安、漳平、尤溪、永春、永泰,大部分属闽南、闽东、闽中地区,亦是绿竹在福建的主要分布区域;第 3 组:苍南、凤岭,属浙南地区。因此从较大区域而言,依据土壤养分指标,地理距离近的产地基本能聚成一类,但是,龙岩与龙湖、福安与漳州、漳平与尤溪的地理距离相对较远,但聚类距离最近,说明它们之间土壤养分指标差异并不明显。

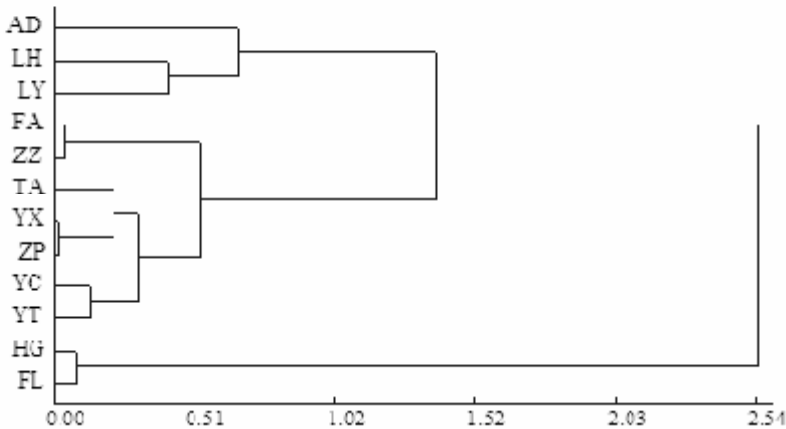


图 3-5 土壤养分系统聚类图  
Fig.3-5 System clustering graph for the nutrition of soil

(2) 绿竹笋品质与土壤因子的典型相关分析

1936 年, Hotelling 将复相关分析推广到多个随机变量与多个随机变量之间的相关关系的讨论中, 提出了典型相关分析。其基本原理是为研究 2 组变量  $x_1, x_2, \dots, x_r$  和  $y_1, 2, \dots, y_s$  之间的相关关系, 分别选取若干有代表性的变量组成有代表性的综合指标, 通过研究这 2 组综合指标之间的相关关系, 来代替这 2 组变量间的相关关系, 这些综合指标即为典型变量。

应用典型相关分析法进行分析, 将表 3-14、3-18 中的数据分成 2 组, 土壤养分指标: pH 值、水解氮含量 (mg/kg)、全氮含量 (mg/g)、有效磷、速效钾含量 (g/kg)、有机质 (g/kg) 分别记为  $X = (x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6)$ ; 笋营养成分: 水解氨基酸含量、还原糖、水溶性总糖、粗蛋白质、水份、总灰分、粗纤维, 分别记为  $Y = (y_1, y_2, y_3, y_4, y_5, y_6, y_7)$ , 采用 DPS 数办处理系统, 计算分析结果如下:

笋品质和养分含量之间的相关系数矩阵分别为 R21-

	X1	X2	X3	X4	X5	X6
Y1	-0.499	0.208	0.301	-0.076	-0.059	0.490
Y2	0.631	-0.030	0.091	0.277	0.303	-0.095
Y3	0.576	-0.289	-0.267	-0.007	-0.046	-0.337
Y4	0.076	-0.376	0.436	0.412	0.019	0.281
Y5	0.385	0.109	-0.167	-0.079	0.248	-0.294
Y6	-0.594	0.113	0.059	-0.145	0.050	0.266
Y7	-0.688	-0.221	-0.518	-0.498	-0.603	-0.203

从  $R^2$  可以看出, 土壤养分指标和笋营养成分之间的相关系数为 -0.688 至 0.631, 大部分属中等正相关或负相关, 其中  $x_1$  (pH 值) 和  $y_7$  (粗纤维) 的相关系数最大, 为 -0.688, 这说明二者之间具有高度的负相关关系;  $x_5$  (速效钾) 与  $y_7$  (粗纤维) 相关系数 -0.603, 也具有负相关性;  $x_1$  (pH 值) 和  $y_2$  (还原糖) 相关系数为 0.631, 即二者具有较高的正相关关系。

表 3-24 典型相关系数

Tab.3-24 Canonical correlation coefficients

相关系数	卡方值	自由度	显著水平
1.0000	165.78613	42	0.0000
0.99998	42.38153	30	0.0664
0.94646	7.89054	20	0.9926
0.84130	1.68391	12	0.9998
0.51862	0.00000	6	1.0000

利用卡方检验判断, 由计算结果可得到 5 组典型变量相关性, 取  $\alpha = 0.05$ , 检验的结果列于表 3-24。由表看出, 只有第 1 组典型变量极显著, 其他 4 组典型变量均未达显著性水平, 因此选择第 1 对典型变量进行主要分析, 用两组原始指标线性表达典型变量的系数建立的典型模型为:

土壤养分指标的第一典型变量为:

$$U_1 = -0.6670x_1 + 0.1049x_2 - 0.2273x_3 + 0.0160x_4 - 0.3222x_5 + 0.6233x_6$$

笋营养成分的第一典型变量为:

$$V_1 = 0.1911y_1 - 0.3891y_2 + 0.1930y_3 + 0.3176y_4 + 0.4895y_5 - 0.5345y_6 - 0.3856y_7$$

由于原始变量的测量单位不一致, 如果直接比较可能影响分析效果, 考虑使用标准化的典型系数。即用标准化指标线性表达典型变量的系数为:

$$U_1 = -0.62897x^*_1 - 0.14134x^*_2 - 0.52370x^*_3 - 0.09684x^*_4 - 0.07808x^*_5 - 0.54285x^*_6$$

$$V_1 = -0.06109y^*_1 - 0.60798y^*_2 - 0.59086y^*_3 - 0.27482y^*_4 + 0.32508y^*_5 - 0.29459y^*_6 - 0.09766y^*_7$$

其中  $x^*_i$  ( $i = 1, 2, 3, 4, 5, 6$ ),  $y^*_j$  ( $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7$ ) 为相应的样本标准化变量。

由  $U_1$  中各标准化典型系数表明, 各土壤养分指标对  $U_1$  的相对作用大小依次为: pH 值 > 有机质 > 全氮 > 水解氮 > 有效磷 > 速效钾, 其中,  $x^*_3$  (全氮含量) 是负作用,  $x^*_4$ 、 $x^*_5$  上的系数小于 0.1, 作用较小,  $U_1$  近似地是  $x^*_1$  (pH 值) 和  $x^*_3$  (全氮含量) 和  $x^*_6$  (有机质) 的加权差, 其中在  $x^*_1$  上的权重稍大一些; 由  $V_1$  中各变量的系数可以看出, 各笋品质指标对  $V_1$  的相对作用大小依次为: 还原糖 > 水溶性总糖 > 水分 > 总灰分 > 粗蛋白质 > 粗纤维 > 水解氨基酸总量, 其中,  $x^*_3$  (全氮含量) 是负作用,  $x^*_4$ 、

$x^*5$  上的系数小于 0.1, 作用较小, 其中  $y^*2$  (还原糖)、 $y^*7$  (总灰分) 是负作用, 而  $y^*1$ 、 $y^*7$  系数小于 0.1, 作用最小, 因此,  $V1$  近似地是  $y^*2$  (还原糖) 和  $y^*3$  (水溶性总糖),  $y^*5$  (水分) 的加权差。这些指标可分别作为不同产地绿竹土壤指标与笋品质关系分析的显著性指标。由于  $x^*1$  与  $y^*2$  相关系数为正值, 而  $y^*2$  典型变量的系数负值, 表明  $y^*2$  为一抑制变量。

表 3-25 原始变量与典型变量的相关系数矩阵

Tab.3-25 Canonical correlation coefficients of original variables and canonical variable

	U1	U2	U3	U4	U5	U6	V1	V2	V3	V4	V5	V6
$x_1$	0.6670	0.0956	-0.4307	-0.1385	0.2383	-0.0237	0.6290	0.5401	-0.4311	-0.1390	0.2383	-0.0240
$x_2$	0.1049	0.5211	-0.4236	-0.0290	0.0563	0.4770	-0.1413	0.3448	-0.4234	-0.0293	0.0564	0.4770
$x_3$	-0.2273	0.6205	0.2324	-0.3656	-0.6397	-0.1372	-0.5237	0.1519	0.2323	-0.3650	-0.6397	-0.1364
$x_4$	0.0160	-0.1697	0.2111	-0.1467	0.2094	0.6434	0.0968	-0.0752	0.2110	-0.1465	0.2095	0.6432
$x_5$	-0.3222	-0.5214	0.5212	0.8685	-0.1061	-0.5310	-0.0781	-0.5048	0.5209	0.8685	-0.1063	-0.5309
$x_6$	0.6233	0.1837	-0.5147	-0.2655	0.6897	-0.2391	0.5429	0.5531	-0.5149	-0.2660	0.6897	-0.2401
$y_1$	0.1911	0.2412	-0.5208	-0.3193	-0.1642	-0.3087	-0.0611	0.3621	-0.5208	-0.3195	-0.1646	-0.3088
$y_2$	-0.3891	0.5961	0.4212	0.4006	0.4465	0.5363	-0.6080	0.4139	0.4211	0.4008	0.4463	0.5361
$y_3$	0.1930	-0.7257	-0.3241	-0.2904	0.1272	-0.5849	0.5909	-0.6612	-0.3237	-0.2906	0.1270	-0.5851
$y_4$	0.3176	-0.1568	0.1040	-0.5723	-0.2945	-0.1998	0.2748	0.0125	0.1037	-0.5720	-0.2946	-0.1997
$y_5$	0.4895	-0.0963	-0.4906	-0.1571	-0.6882	-0.3695	0.3251	0.1721	-0.4909	-0.1572	-0.6882	-0.3693
$y_6$	-0.5345	0.0153	0.4072	0.4159	0.4399	-0.2618	-0.2946	-0.2837	0.4075	0.4161	0.4398	-0.2620
$y_7$	-0.3856	-0.1604	-0.1705	-0.3578	-0.0607	0.1732	-0.0977	-0.3875	-0.1699	-0.3576	-0.0608	0.1732

综上所述, 典型相关系数平方(0.9999)表明, 第 1 典型变量之间的共享方差为接近 100.0%, 即来自土壤养分指标的第一典型变量  $U1$  的  $x^*1$  (pH 值) 和  $x^*3$  (全氮含量) 和  $x^*6$  (有机质) 具有较好的预测能力, 但只有  $y^*3$  (水溶性总糖),  $y^*5$  (水分) 可被对方变量的第一典型变量  $V1$  所预测。

### 3.3 小结

#### 3.3.1 绿竹表型的多样性研究

形态、表型特征的变异在一定程度上反映着基因型变异的丰富程度。本次研究中形态学分析在绿竹资源的表型多样性研究中有着明显优势与重要的作用。绿竹资源的数量性状与质量性状分析表明, 数量性状比质量性状普遍存在着更大的差异。不同产地绿竹 12 个数量性状的变异系数在 8%-27%之间, 为一般变异水平, 其中枝下高、



主杆高等 66.7% 的性状指标变异系数大于 10% 以上。数量性状指标中, 平均株高、叶片长宽等性状不仅是绿竹植物学特征描述的重要表型特征, 也是绿竹种源试验中遗传差异分析时应该重点考察的表型指标, 平均株高与地上部分生物量有关, 叶片长宽与光合叶面积相关。表型性状的聚类结果表明, 不同产地绿竹与其地理分布有相关性, 地理距离较近的产地能够聚成一类, 但也存在地域较远的产地绿竹聚类在一起, 这可能与地理气候因子的综合作用下, 产生表型相近的特征。

竹秆、箨片、笋特征做为竹子分类学中分类等级的主要依据之一, 在研究不同产地绿竹的差异研究中也是十分重要的。质量性状分析中, 秆色的变异最为明显, 如花秆绿竹的茎秆上黄色条纹与一般绿竹有明显的形态差别, 而秆箨、笋箨特征也有差异但不显著, 大部分产地绿竹在诸多指标上有较为相似的特征。

在内外因素的作用下, 各地绿竹已现的形态特征变异, 也包括了其生长受到的环境、光照、温度、土壤等因子作用而发生变化, 这些变异应属种下遗传变异, 还不足以按种上等级进一步分类。

### 3.3.2 绿竹笋品质的多样性研究

研究指出, 竹笋的品质主要受到遗传因素的影响, 不同种源的毛竹笋营养成分有所不同 (邱尔发, 2002)。此外, 环境因素与人为因素也会对竹笋的品质与物理性状产生重要的影响, 如林地状况、经营水平、气候差异、栽培技术等因子也关系密切。

本研究表明, 由于产地的不同, 绿竹生长习性与产地栽培技术也存在较大的差异, 以 FA、ZZ 的可食率较高, 即 2 地绿竹笋的栽培技术与采收方法较好, 具有借鉴之处。不同产地绿竹笋营养成分指标的差异较大。就蛋白质水解氨基酸而言, 不同氨基酸和类的平均含量以谷氨酸为最高, 平均值达 23.47mg/g, 其次为天门冬氨酸, 平均为 22.48mg/g, 浓度最低的分别是酪氨酸 (1.69mg/g)、蛋氨酸 (1.22 mg/g)。不同产地间变异系数最大值为酪氨酸含量 (41.2%), 其次为赖氨酸 (33.9%)、脯氨酸 (26.1%)。就不同营养成分而言, 粗纤维含量的变异最大, 变异系数为 37%, 其次是还原糖含量 36.2%, 然后依次减小的是水溶性总糖、总灰分、和蛋白质的变化, 水分含量变化最小, 变异系数为 1.1%。笋体各营养成分之间相关性分析结果, 各养分指标之间存在不同的显著性差异。聚类分析表明, 按照水解蛋白质、竹笋有效营养成分可将各产地聚为三类, 但根据蛋白质水解氨基酸含量的聚类结果不能将不同产地绿竹的有效区分, 而依据笋体有效营养成分的聚类分析, 在主产区或名产区的绿竹 (FA、YT、YX、TTG) 聚成一类, 均为有效营养成分含量较高。

### 3.3.3 笋品质与土壤的相关分析

产地的土壤条件对竹笋品质影响是直接的。土壤养分指标的主成分分析结果表明, 土壤 N、P、K 与有机质含量首先综合反映养分状况, 其次是土壤 pH 值, 将 12 个土壤样品的养分指标分为 3 组, 第 1 组属浙南、闽西地区, 第 2 组包括属闽南、闽

东、闽中地区，第3组属浙南地区，表现出土壤养分在较大区域内的变化规律，但一些地理距离较远，聚类距离却较近，表明绿竹对适生土壤的要求较一致，随着竹林集约化程度不断改善，人工栽培后产地土壤养分状况差异不明显。

通过典型相关分析，在不抛弃原来变量信息的前提下分析绿竹笋品质与土壤养分的关系是具有现实意义。结果表明，土壤养分指标的第一典型变量  $U_1$  的  $x^*1$  (PH 值) 和  $x^*3$  (全氮含量) 和  $x^*6$  (有机质) 具有较好的预测能力，能够反映各产地竹笋的营养品质，但仅笋养分含量中  $y^*3$  (水溶性总糖)， $y^*5$  (水分) 能够被预测。

综上所述，绿竹资源的表型变异较为丰富，是基因型与环境互作的结果，可为绿竹的选育和栽培提供较多选择的材料。研究认为甘蔗的表现型与基因型之间存在着基因表达、基因调控和个体发育等一系列的中间环节，通过表型性状分析仅能对群体的遗传变异进行粗略的分析(刘振虎，2004)。由于表型的分析还不足以提供足够的反映内在遗传关系的信息，因此对用传统的方法来评估遗传关系存在着一些争议(Gotlieb, 1977; Brown, 1979)。

本研究结果表明，绿竹资源的表型特征、品质性状的差异较大，但它们受到影响因素也较复杂，分析其内因，各地绿竹资源的遗传背景较复杂，生态类型变化多；分析其外因，外部形态和表型的变化、笋品质的差异受地域、环境、营养、栽培等多因素作用，因此，绿竹资源的遗传多样性研究在表型研究的同时，还需通过分子水平和生理生化水平的遗传标记方法，进一步分析绿竹资源的遗传差异，进而为开展绿竹地理种源试验与选择提供理论基础。

## 4 绿竹资源 AFLP 与 EST-SSR 变异研究

AFLP 技术引物的巧妙性与搭配的灵活性,成为当前获得多态性效率最高的分子标记之一,而 EST-SSR 标记则省去了 SSR 引物开发过程中的克隆和测序步骤,充分利用现有测序数据,不仅降低了开发成本,而且它在不同物种间通用性良好。因此,本研究应用 2 种分子标记方法对绿竹种质资源开展遗传变异分析,探索适合绿竹的样品基因组模板的制备,应用 AFLP 技术分析与建立银染体系,以期获得准确、可靠、高效的 AFLP 分析结果;通过生物信息学方法对现有绿竹 EST 文库中的 SSR 位点进行开发和鉴定,并用其分析探讨绿竹资源遗传多样性、与近缘种的亲缘关系,为绿竹的分子生物学研究奠定基础。

### 4.1 材料与方法

#### 4.1.1 实验材料

将绿竹资源的表型多样性调查对象和分子标记分析取样个体运行同步定点定位,分子标记实验材料取自 12 个不同产地绿竹,每个产地选择 1-2 个表型具代表性的优良单株作为实验材料,共选择有 24 个样品提取基因组 DNA 用于实验分析(表 3-1),此外选择绿竹 2 个近缘种:台湾的乌脚绿(*Dendrocalanopsis edulis* (Odashima) Keng f.)、福建的苦绿竹(*D. basihirsuta* (McClure) Keng f.et W.T.Lin)作为对照。

表 4-1 绿竹实验材料  
Tab.4-1 Samples Num. and geographic setting of *Dendrocalanopsis oldhamii*

序号	地理位置	序号	地理位置	序号	地理位置
1	瑞安 1 (浙江)	9	永安 1 (福建)	17	南平 (福建)
2	瑞安 2 (浙江)	10	永安 2 (福建)	18	涵江 (福建)
3	苍南 (浙江)	11	龙岩 1 (福建)	19	尤溪 (福建)
4	平阳 1 (浙江)	12	龙岩 2 (福建)	20	程溪 (福建)
5	平阳 2 (浙江)	13	漳平 (福建)	21	霞浦 (福建)
6	福安 1 (福建)	14	永泰 (福建)	22	苦绿竹 (台湾)
7	福安 2 (福建)	15	同安 (福建)	23	乌脚绿 (台湾)
8	宁德 (福建)	16	永春 (福建)	24	广州 (广东)

#### 4.1.2 野外取样方法

选择每个竹丛中相同年龄(一年生)竹的中上部向南的当年生叶,采集约 20g

新鲜幼嫩的叶片装入加有变色硅胶的塑料袋以固定 DNA, 袋内装有 200g 变色硅胶, 使叶片与硅胶充分均匀接触, 将塑料袋密封标记, 再在外面加一层密封袋, 以达到双层密封的目的, 带回实验室, 常温下保存。

#### 4.1.3 主要试剂与仪器

##### (1) 主要仪器

- 1) 低温冷冻离心机: Eppendorf 5810R
- 2) PCR 扩增仪: ABI 公司 9700
- 3) 琼脂糖凝胶电泳系统装置: 北京六一仪器厂
- 4) 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳系统装置: 美国 C.B.S 电泳系统
- 5) 凝胶成像分析系统: BIO-RAD
- 6) 基因测序仪: ABI 公司 3100 Avant
- 7) 紫外分光光度计: UV-2401PC(岛津)

##### (2) 主要试剂

- 1) CTAB(Cetyltrimethyl Ammonium Bromide, 十六烷基三乙基溴化铵): 国产 AR 级
- 2) 巯基乙醇: 国产 CR
- 3) 乙二胺四乙酸二钠(EDTA): 国产 AR
- 4) 三羟甲基氨基甲烷(Tris): 上海生工, 进口分装
- 5) 琼脂糖: 上海生工, 进口分装
- 6) 溴化乙锭(EB): 上海生工, 进口分装
- 7) N, N, N, N-四甲基乙二胺(TEMED): 上海生工, 进口分装
- 8) 丙烯酰胺 (Acrylamide): 购自 Sigma 公司
- 9) N, N'-亚甲双丙烯酰胺 (Bis-acrylamide): 购自 Sigma 公司
- 10) 去离子甲酰胺 (formamide): 上海生工, 进口分装
- 11) 随机引物: 上海生工合成
- 12) Taq 聚合酶: 上海生工
- 13) EcoR I: 购自上海生工
- 14) Mse I: 购自上海生工
- 15) T4 ligase: 购自上海生工
- 16) 尿素 (Urea): 购自 Sigma 公司
- 17) 过硫酸铵 (AP): 国产
- 18) 无水碳酸钠: 国产
- 19) 甲醛: 国产
- 20) 硫代硫酸钠 ( $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ ): 国产
- 21) 明胶: 上海生工

- 22) 接头、引物：上海生工合成
- 23) Iris 饱和酚：上海生工
- 24) 剥离硅烷 (Repel Silance)：购自上海生工
- 25) 亲和硅烷 (Binding Silance)：购自上海生工

本部分实验在浙江林学院现代森林培育重点实验室分子生物学实验室完成。

#### 4.1.4 基因组 DNA 提取

##### 4.1.4.1 改良 CTAB 法

绿竹 DNA 提取采用改良的 CTAB 法。其中, CTAB 提取液(2%CTAB, 20mM EDTA, 0.1M Tris PH8.0, 1.4M NaCl)。

- (1) 取 0.5-1g 左右叶片, 剪碎后放入预冷、灭菌的研钵中, 加液氮中迅速研磨成粉末, 转入 65℃ 预热的 CTAB 提取液中, 加入 30ul 的巯基乙醇, 于 65℃ 水浴保温 40 min;
- (2) 加入等体积氯仿: 异戊醇(24:1), 在 4℃ 下离心 10min(10,000 rpm);
- (3) 取上清液, 加入等体积的异丙醇, 轻轻混匀, 于 -20℃ 下冰冻 2h;
- (4) 10℃ 下离心 10min(10,000rpm), 弃上清液留沉淀物使其自然风干;
- (5) 用 600μL 双蒸水充分溶解, 离心 2-5min, 将上清液移入冰冷的 1.5mL 离心管中;
- (6) 加入 RNase 消化 20min; 加入 300ul 饱和酚和 300μL 氯仿: 异戊醇(24:1)抽提, 离心取上清液;
- (7) 在上清液中再加氯仿: 异戊醇(24:1)抽提两次, 离心取上清液; 加入 1/10 体积的 3mol/L NaAc 和 2 倍体积的无水乙醇, 轻轻混匀, 于 -20℃ 冰冻 2h;
- (8) 离心 10min(10,000rpm), 弃上清液, 将沉淀物用乙醇洗涤后, 自然晾干; 加入 100μL H<sub>2</sub>O 溶解, -20℃ 保存。

##### 4.1.4.2 DNA 浓度与纯度的检测

取少量提取并纯化的 DNA 样液, 稀释 50 倍, 用 UV-2401PC(岛津)紫外分光光度计检测 A260、A280 的光吸收值。

计算 A260/A280 比值;

DNA 浓度 (μg/ml) = A260 × 50 × 稀释倍数; (式 4-1)

取 200-300ng DNA 于 0.8% 琼脂糖凝胶中电泳(含 EB 0.5ug/ml), 拍照记录结果, 检测 DNA 降解情况及 RNA 消化情况。

#### 4.1.5 AFLP 银染体系的建立

##### 4.1.5.1 酶切连接

AFLP 分析中的酶切与连接常用方法主要有酶切连接分步进行的两步法和酶切连接同时进行的一步法。本部分实验对两种方法都进行了尝试与比较。选用 *MseI* 和 *EcoRI* 两种限制性内切酶进行酶切、接头由上海生工合成。

- (1) 酶切与连接一步反应体系



每个 DNA 样品酶切连接的混合液包括:

10×酶切缓冲液	2.5μl
10×T4DNA 连接酶切缓冲液	2.5μl
<i>Mse</i> I 接头	4μl(50pmol)
<i>EcoR</i> I 接头	0.4μl(5pmol)
<i>EcoR</i> I (10u/μl)	0.5μl
<i>Mse</i> I (10u/μl)	0.5μl
T4 连接酶(5u/μl)	0.4μl
DNA(100ng/μl)	2.5μl
ddH <sub>2</sub> O	11.7μl
总体积	25μl

37℃过夜反应后,于65℃10min 酶失活。反应液置-20℃保存,作为预扩增模板。

其中:*EcoR* I 和 *Mse* I 的接头序列如下:

*EcoR* I -adapter 5'-CTCGTAGACTGCGTACC-3'  
3'-CATCTGACGCATGGTTAA-5'

*Mse* I -adapter 5'-GACGATGAGTCCTGAG-3'  
3'-TACTCAGGACTCAT-5'

## (2) 酶切与连接二步反应体系

1) 酶切: 每个 DNA 样品酶切的混合液包括:

10×NEB2	2.5μl
BSA	0.2μl
<i>EcoR</i> I (10u/μl)	0.125μl
<i>Mse</i> I (10u/μl)	0.25μl
DNA (100ng/μl)	2.5μl
ddH <sub>2</sub> O	19.425μl
总体积	25μl

混合液离心混匀,37℃酶切3-7h。酶切完成后,65℃水浴处理10min,使酶失活,冰浴待用。其中:*Mse*I 为上海生工产品,NEB Buffer 为 *Mse*I 所带缓冲液;*EcoR*I 为 Takata 产品。酶切产物取4μl用1.0%Agarose 凝胶电泳检测。

2) 连接: 酶切产物21μl 加入4μl 连接反应液:

酶切产物	21μl
10×T4DNA 连接酶切缓冲液	2.5μl
5u/μl T4 连接酶	0.5μl
<i>Mse</i> I 接头(50pmol)	0.5μl
<i>EcoR</i> I 接头(5pmol)	0.3μl

ddH <sub>2</sub> O	1.2μl
总体积	25μl

16℃连接过夜(10h)，完成后 65℃处理 10min。其中：T4 连接酶为上海生工产品，接头由上海生工合成。取 4μl 酶切连接产物的 DNA 片段用 1.0%Agarose 凝胶电泳检测，依据检测结果将连接产物稀释 10-15 倍，其余产物-20℃冰箱保存。

#### 4.1.5.2 预扩增

每个稀释过的酶切连接产物取 3μl 的预扩增反应体系(20μl)：

10×Buffer	2μl
MgCl <sub>2</sub> (25mmol/L)	1.2μl
dNTPs(10mmol/L)	1.2μl
<i>Eco</i> R I +A 预扩增引物	1.0μl (50ng)
<i>Mse</i> I -C 预扩增引物	1.0μl (50ng)
Taq 聚合酶	1U

加双蒸水补至 20μl

反应程序：

Step 1	94℃	90s	预变性
Step 2	94℃	30s	变性
Step 3	56℃	1min	复性
Step 4	72℃	1min	延伸
Step 5	goto step 2	25 个循环	
Step 6	72℃	5min	延伸
Step 7	4℃	forever	保存

反应结束后，取 5μlPCR 产物稀释到 100μl 作为选择性扩增的模板，另取 4μl，在 1.0%琼脂糖电泳观察结果，其余的-20℃冻存。

引物由上海生工生物工程技术服务有限公司合成，预扩增引物对选用 E + A/M+C，引物序列：

E+A: 5'-GACTGCGTACCAATTCA-3'

M+C: 5'-GATGAGTCCTGAGTAAC-3'

#### 4.1.5.3 选择性扩增

选择性引物分别选用 E+AAC、E+AAG、E-ACA、E+ACG 和 M+CAC、M+CAG、M-CAT、M+CAA, 16 个组合；E-AACA、E+AAGA 和 M+CACT、M+CAGT, 4 个组合，共 20 对组合。取稀释的预扩产物 3μl，进行选择性扩增的反应体系(20μl)：

10×Buffer	2.0μl
MgCl <sub>2</sub> (25mmol/L)	1.2μl
dNTPs(10mmol/L)	1.2μl

*EcoR* I 选择性引物 75ng

*Mse* I 选择性引物 75ng

Taq 聚合酶 1U

加双蒸水补至 20μl

反应程序:

Step 1	94℃	90s	预变性
Step 2	94℃	30s	变性
Step 3	65℃	1min	复性
Step 4	72℃	1min	延伸
Step 5	goto step 2	13 循环, 每个循环降低 0.7℃	
Step 6	94℃	30s	变性
Step 7	56℃	60s	
Step 8	65℃	60s	
Step 9	goto step 6	25 个循环	
Step 10	72℃	10 min	
Step 11	4℃	forever	保存

反应结束后, 取 4μl 在 1.0%琼脂糖电泳观察结果, 其余的用 6%聚丙烯酰胺检测。

#### 4.1.5.4 电泳分析

实验采用银染方法对 AFLP 选择性扩增产物进行电泳分析, 银染步骤参照石锐 (1998)等。

##### (1) 6%聚丙烯酰胺凝胶贮液的配制

1) 40%聚丙烯酰胺胶原液配制:	ACR(丙烯酰胺)	38g
	Bis(甲叉聚丙烯酰胺)	2g
	加水定容至 100ml	
2) 5×TBE 的配制(1000ml):	Tris base	27 g
	Boric acid(硼酸)	13.75g
	0.5M EDTA(pH8.0)	10ml

溶解后, 用去离子水定容到 500ml, 室温下保存。

3) 6%聚丙烯酰胺变性胶的配制 (80ml):	40%聚丙烯酰胺胶原液	12 ml
	Urea(尿素)	42 g
	5×TBE	6ml
	H <sub>2</sub> O	29 ml

##### (2) 聚丙烯酰胺变性凝胶制各

1) 玻璃板的清洗: 用洗衣粉彻底清洗玻璃板, 自来水洗净洗衣粉, 蒸馏水冲洗干净, 用 1ml 移液器吸取 95%的乙醇自上而下冲洗干净, 凉干(或用吹风机吹干)。干燥后, 用脱脂棉沾 Binding Silane 溶液在平口玻璃板(非缺刻板)上, 在缺刻板上涂 Repel Silance 溶液, 分别自上而下朝一个方向轻擦一遍, 所涂溶液约为 700μl (38×50cm)。

自然干燥后,用枪头吸取 95%无水乙醇,自上而下冲洗轻轻擦拭 3~4 次,彻底干燥后进行玻璃板封装。

2) 配胶:取 80ml 6%丙烯酰胺溶液贮液,加入 10%过硫酸铵(新配制)640 $\mu$ l 和 64 $\mu$ l TEMD 混匀后立即灌胶。

3) 灌胶:用注射器吸取胶液,沿缓慢均匀地灌胶,防止气泡出现。如有气泡可轻斜胶板,将其排除。胶满后插入梳子(非密齿齿),用剩余的胶封口,以防胶干而缩胶。聚合 2 小时后可用(也可过夜)。

(3) 电泳 使用 C.S.B 电泳系统。

1) 变性:选扩产物与变性缓冲液(98%甲酰胺,10mmol/L EDTA,0.1%二甲苯青,0.1%溴酚蓝)1:1 混合后,94℃变性 5min,立即置冰浴上。

2) 预电泳:用 6%变性聚丙烯酰胺凝胶(厚度 0.4 mm)和 1 $\times$ TBE 电泳缓冲液在 CBS 电泳系统上分离。用 100W 恒功率预电泳 30min,温度达到 45~50℃后点样。

3) 电泳:用 70W 恒功率电泳,温度保持在 45~50℃,至二甲苯青带位于玻璃板 2/3 处,结束电泳。

(4) 银染反应

固定液:取 100ml 冰醋酸到 900ml 去离子水或双蒸水中。染色液:1g AgNO<sub>3</sub>, 1.5ml 37% 甲醛,加去离子水至 1L。显色液:30g Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, 1.5ml 37% 甲醛,2mg 硫代硫酸钠,加去离子水至 1L。

1) 电泳完毕后,将粘有凝胶的玻璃板置入用于银染的塑料盘中。

2) 固定:加入固定液,在摇床上轻微震荡,直至二甲苯青带完全退色。倒出固定液,但不要丢弃。

3) 加入去离子水漂洗 3 次,每次 5min。

4) 染色:将凝胶放入置入染色盘中,加入染色液(4℃),在摇床上轻微震荡 30min。用去离子水漂洗凝胶 10s 后,置入显色盘中。

5) 显色:加入显色液(4℃),在摇床上轻微震荡直至条带数不再增加为止。

6) 停显:加入(II)步骤用后的固定液。达到观察效果后用蒸馏水漂洗 3 min。

7) 去除凝胶和玻璃板上的水珠后,放在白光灯箱上用数码相机拍照。

#### 4.1.6 EST-SSR 标记的开发

##### 4.1.6.1 引物的设计与 PCR 扩增

(1) 以 *Bambusa oldhamii* 为关键词,在 GenBank 上的 EST 库中(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)进行检索,把已登陆的绿竹 EST 序列以 .fasta 文件形式全部下载。

(2) 利用软件 RepeatMasker,在线对绿竹的核酸序列进行统计分析。最后得到含有微卫星位点的 DNA 序列,其中含有 SSR 位点。

(3) 使用引物设计软件 Primer 5, 根据微卫星位点两侧的保守序列设计引物, 优先选择扩增片段大小在 100-250bp 内的引物 16 对 (表 4-2)。

(4) PCR 扩增是在 ABI 公司的 9700PCR 仪上完成, 反应体系:

10×Buffer	2ul;
Mg <sup>2+</sup>	1.2ul;
DNA (50ng/ul)	2ul;
dNTP (10mM)	0.4ul;
引物 (20uM)	0.5ul;
Taq	0.2ul;

加水至 20ul。

反应程序:

Step 1	94℃	1min
Step 2	引物退火温度	1min
Step 3	72℃	1.5min
Step 4	goto step 2	30 个循环
Step 5	72℃	15min
Step 6	4℃	forever

#### 4.1.6.2 PCR 产物电泳和条带回收

在 PCR 反应结束后加入变性缓冲液 (98%甲酰胺, 10mmol/LEDTA, 0.1%二甲苯青, 0.1%溴酚蓝) 1:1 混合后, 94℃变性 5min, 立即置冰浴上。取 3ul 混合液点在 4%变性聚丙烯酰胺凝胶梳孔上, 100W 恒功率电泳 1.5 小时左右。取下胶进行银染。

银染结束后从玻璃板上割下目的大小的条带, 加 10ul 的 TE 后在 94℃下煮 30min 后置于冰上, 取 5ul 作为模板, 用相应的引物对其进行二次扩增, 反应体系和反应程序不变, PCR 产物在 1%的琼脂糖凝胶上分离。电泳结束后把条带从胶上切割下来并用胶回收试剂盒 (BS354 EZ-10 Spin Column DNA Gel Extraction Kit) 回收。

#### 4.1.6.3 亚克隆和测序

将上一步回收的 PCR 产物与 PMD-18 T 载体连接 (体系根据说明书), 转化到大肠杆菌 JM109 中进行过夜培养, 14 小时左右从大肠杆菌中回收质粒, 对质粒用 *EcoR* I 和 *Hind* III 进行双酶切, 检查插入片段的大小, 然后挑选前后大小一致的质粒进行测序。测序工作是在浙江林学院森林培育重点实验室的美国应用生物系统公司 (Applied Biosystems, AB), 型号为 3100-Avant 的测序仪上完成。

#### 4.1.6.4 数据整理和测序结果的分析

3100-Avant 的测序仪得到的 DNA 序列用序列分析软件 DNAStar 进行比对。去除载体序列, 进行上下游引物比对, 检查得到的序列两端的引物是否和我们设计的引物一致, 然后与用来开发 SSR 位点的 GenBank 上登录的绿竹 EST 序列进行序列比对。



表 4-2 紫竹黄源 TST-SSR 引物  
Table 4-2 TST-SSR primers of *Pseudotsugomys sibiricus*

Name	Accession	begin	alleles	5' Primer sequence	3' Primer sequence	Fragment	Temperature/℃
D01	BE661366	303	(GA) <sub>23</sub>	TGGAGGCACTAAGCACAG	CTGACATCGCTGGAGGCG	215	50.3
D02	BE661419	476	(CT) <sub>16</sub>	GTTCAGGACCTTACATCC	CTATCAAATCAGATATATCT	113	52.4
D03	BE661477	274	(CT) <sub>10</sub>	AATGATCTATCTCCCGATA	CACCACGCAAACTAAGCT	118	50.5
D04	BE661477	347	(GTGGT) <sub>5</sub>	GGAGTTCTATCTCCCGACA	TCTTAAGGCAAACTAAGCT	199	49.6
D05	BE661488	287	(GT) <sub>10</sub>	TTGGAGGAGACTGAATGA	CTTTTGGGAAAATACAGT	189	47.5
D06	BE661496	185	(TGC) <sub>1</sub>	TCTAGCATGACCGCTCAG	TCTCCGATAAGCCACATC	268	51.3
D07	BE661510	172	(AA) <sub>7</sub>	GGGCTGTCCTGGCTGCTA	AGAAAGGAGAGGTAAAGCTGC	298	48.6
D08	BE661530	290	(TGA) <sub>5</sub>	CATCAAGCTTGAATGGAATA	TCTTCCGCTTAAATGCTCT	180	51
D09	BE661555	252	(CA) <sub>11</sub>	CACCACGCAAACTAAGCT	ATAGTTCATCTCCCGACA	115	49.5
D010	BE661556	285	(GT) <sub>8</sub>	TGCTTCATATCTTCTCTGTT	TGTAATTTCCCACTTCTCA	154	49.7
D011	AY839707	111	(CGG) <sub>8</sub>	GCCCGACTTTTCTTCTATCTCC	CCGATTTCGCTACGTCTTCTAT	238	58.8
D012	DQ600217	67	(GGC) <sub>5</sub>	CCGAGCGATCTCAAGGA	CCAAGATCTCGGAGTAGGG	207	58.1
D013	DQ639124	132	(CGGA) <sub>5</sub>	CTTGACCGAAGCAGACCG	GCCGAGATATCCGTTGCC	293	59.3
D014	EXJ020216	154	(GAA) <sub>9</sub>	GTGCTTATCAAGTTGTC	CACTTGCATCTCCCTTGC	184	51.8
D015	EXJ020213	217	(TGG) <sub>5</sub>	ATCTTAGTACCCCTCTGCT	CTGTGAGCTCCCTTATCT	298	59.5
D016	EXJ020213	2159	(AGG) <sub>7</sub>	TCATGATGTCATCTAGGCT	CTATCTCTATCTTGGACA	290	52.3

#### 4.1.6.5 EST-SSR 位点的应用

经过对设计出的 EST-SSR 引物扩增产物的测序,验证为可以扩增出相应的 SSR 位点后,用这些引物对 24 个基因组 DNA 进行 PCR 扩增,扩增产物加入变性缓冲液后 94℃ 变性 5 分钟,冰上冷却后点样,4% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,结束后银染观察不同地理种源绿竹及近缘种的 SSR 位点,探究其遗传多样性。

## 4.2 结果与分析

### 4.2.1 样品基因组 DNA 比较

用改良的 CTAB 法可以得到较纯的绿竹基因组 DNA,而且得率也比较高,用紫外分光光度计检测结果(表 4-3)。由表可知,采用改良 CTAB 法提取绿竹基因组 DNA 的 OD<sub>260</sub>/OD<sub>280</sub> 比值都在 1.65-1.91 之间,从理论上而言,OD<sub>260</sub>/OD<sub>280</sub> 比值小于 1.6,说明所检测样品中含有蛋白质杂质或混杂有提取时所用的酚类试剂。如果比值大于 1.8,说明所检测样品中含有 RNA。

表 4-3 绿竹样品基因组 DNA 的紫外分析结果  
Tab. 4-3 Quality of genome DNA of *Dendrocalamus oldhami*

供试材料	OD <sub>260</sub>	OD <sub>280</sub>	OD <sub>260</sub> /OD <sub>280</sub>	浓度(μg/ul)
1	0.0381	0.0216	1.76	95
2	0.3210	0.1840	1.73	803
3	0.2619	0.1584	1.65	655
4	0.0629	0.0330	1.91	157
5	0.2388	0.1334	1.79	597
6	0.1444	0.0773	1.87	361
7	0.1864	0.1052	1.77	466
8	0.2370	0.134	1.77	593
9	0.3280	0.1980	1.66	820
10	0.2329	0.1321	1.76	582
11	0.1850	0.1050	1.76	463
12	0.2043	0.1202	1.70	510
13	0.2162	0.1280	1.69	540
14	0.0511	0.0268	1.90	128
15	0.1572	0.0836	1.88	393
16	0.2719	0.1456	1.86	680
17	0.3576	0.2067	1.73	894
18	0.1542	0.0824	1.87	385
19	0.1843	0.1047	1.76	460
20	0.2187	0.1285	1.70	547
21	0.2298	0.1336	1.72	574
22	0.2206	0.1239	1.78	552
23	0.3224	0.1930	1.67	806

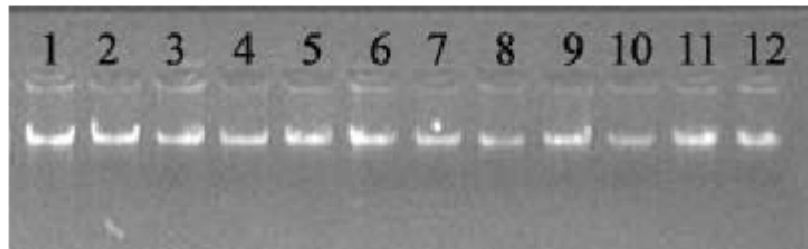


图 4-1 改良 CTAB 法提取部分绿竹 DNA 基因组琼脂糖电泳图谱

Fig. 4-1 Electrophoresis of *Dendrocalamus oldhami* genome DNA using CTAB method  
(M means DNA ladder, 1-12 means materials Num., the same with Table 1)

从图 4-1 可以看出, 用改良 CTAB 法获得的 DNA 质量较好, 其主带清晰, 无弥散带, 无残留的 RNA, 点样孔处无蛋白质以及其它次生代谢物残留, 纯度较高, 从而保证了双酶切与扩增等反应的顺利进行。

#### 4.2.2 酶切连接效果比较

研究表明, 多切点的酶产生小的 DNA 片段, 这些片段能很好地进行扩增, 适于在变性序列胶上分离, 少切点的酶相对被扩增的片段较少, 将两种酶组合后可以极其灵活地控制被扩增片段的大小和数目, 双酶切反应进行得是否完全, 将直接影响 AFLP 实验的结果。1995 年, Vos 等研究比较了 *EcoRI*, *Pst* I, *Hind* III, *Bgl* II, *Xba* I, *Sse* I 和 *Mse* I, *Taq* I 各种组合在 AFLP 分析中的效果, 发现 *Mse* I (四碱基位点识别酶) 可以高效酶切富含 AT 的真核生物重复序列区域, 产生的片段大小适合于 PCR 和变性胶的分离, 而竹类植物的 A/T 值较高, 适用于 *Mse* I 酶切; 此外, *EcoRI* 与其它寡碱基切点酶的酶切效果相差不大, 但 *EcoRI* (六碱基位点识别酶) 的价格低廉且酶切较完全, 也是常用的一种限制性内切酶, 本实验采用 *EcoRI*、*Mse* I 进行双酶切, 所产生的片段即 *EcoRI*-*Mse* I 为主要扩增的片段。

通过琼脂糖凝胶的电泳结果来看 (图 4-2、4-3、4-4), 酶切连接两步法和一步法都能产生较好的效果。由图 4-2 看出, 酶切连接一步法在低分子量区域 (100bp 左右) 均能形成较为密集条带, 说明酶切连接效率较好, 消化充分, 产物的大小也完全符合要求。由图 4-3、4-4, 酶切连接二步完成体系中, 酶切后条带分布均匀, 双酶切的产物范围在 80-1500bp, 符合最宜条件, 连接后带纹较明亮, 产物丰富, 这说明酶切连接二步完成体系的酶解较为完全, 由于酶切与连接酶所需最适温度不同, 因此酶切与连接分步进行有利于酶活性的最大发挥, 以达到最好效果。但酶切连接一步完成则大大简化实验程序, 节约时间, 降低试验成本, 所以, 选择酶切连接一步完成体系为绿竹 AFLP 分析的反应体系。

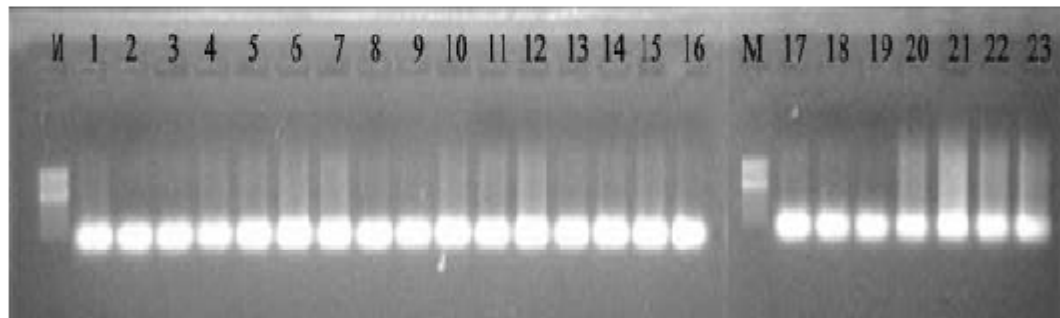


图 4-2 绿竹酶切连接一步法

Fig.4-2 Digesting and ligation of *Dendrocalamopsis oldhami* by one step  
(M means DNA ladder, 1-23 means materials Num., the same with Table 1)

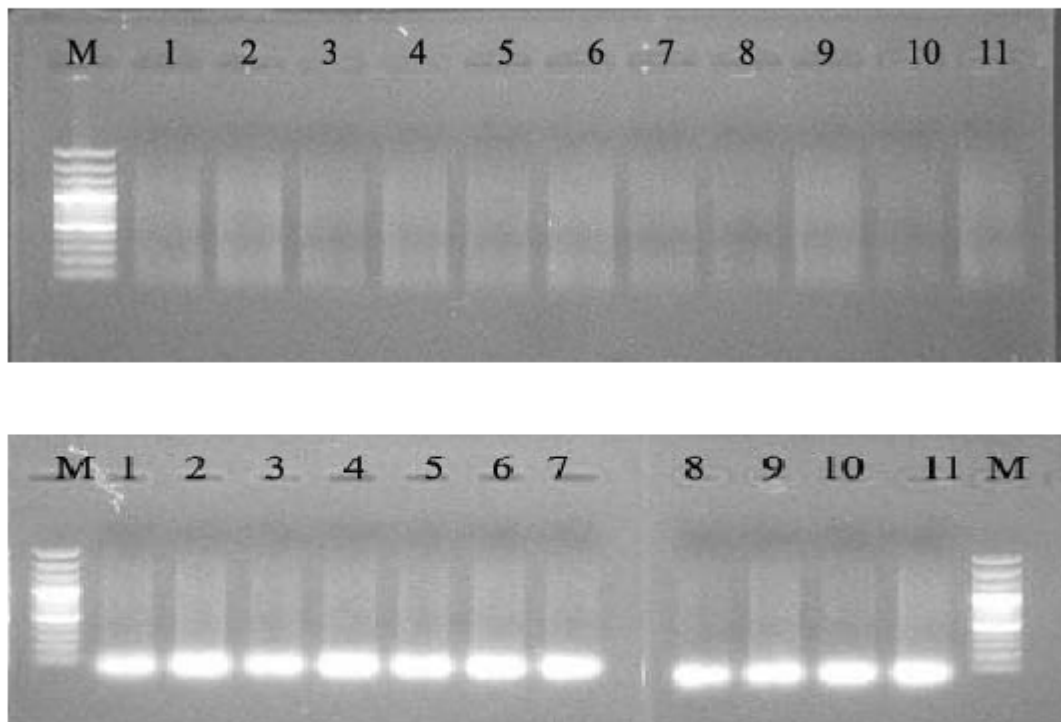


图 4-3 绿竹酶切连接两步法：酶切（上）和连接（下）

Fig.4-3 Digesting (up) and ligation (down) of *Dendrocalamopsis oldhami* by two step.  
(M means DNA ladder, 1-11 means materials Num., the same with Table 1)

#### 4.2.3 预扩增比较

预扩增的目的是为选择性扩增提供大量的模板，同时对模板起到选择性纯化作用，以便选择性扩增能产生清晰、稳定、重复好的条带，此外，预扩增也是检测酶切

和连接效果的一个手段。如果预扩增的 DNA 片段小且窄，表明酶切不完全或连接效率低，不适合作为选择性扩增的模板。从理论而言，预扩增产物电泳后条带应是边缘清晰、呈纺锤形、分子量大小适当。

对 23 个绿竹样品进行预扩增反应结束后，取 4 $\mu$ l 预扩产物，用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测预扩产物，观察 DNA 片段分布情况（图 3-5），由图可以看出，其弥散带分散呈纺锤形，且连续成一片，分子量大小适中。弥散带主要集中于 500bp 以下区域，表明 DNA 消化完全，产生大量的预扩增产物，为第二次 PCR 扩增提供充分的模板，符合 AFLP 分析的要求。

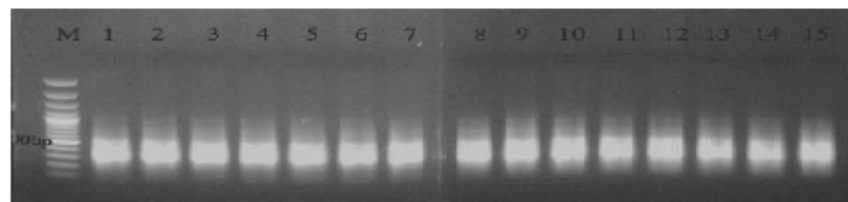


图 3-4 部分绿竹样品的预扩增产物电泳图

Fig. 3-4 Picture of preamplification of *Dendrocalamopsis oldhami*  
(M means DNA ladder, 1-15 means materials Num., the same with Table 1)

#### 4.2.4 选择性扩增比较

选择性扩增中 *Taq* 酶的质量是影响 PCR 扩增效果的关键因素，*Taq* 酶活性强，信号扩增也强，反之则弱。

将预扩产物稀释 20-30 倍后，进行选择性的扩增，PCR 结束后用 2% 的琼脂糖凝胶进行检测，引物对 E+AAC/M+CAC 的选择性扩增产物在 2% 琼脂糖中的电泳结果如图 3-5 所示。选用的 16 对带 3 个碱基选择性引物和 4 对带 4 个碱基的选择性引物对分别进行扩增，都获得较好的扩增结果。

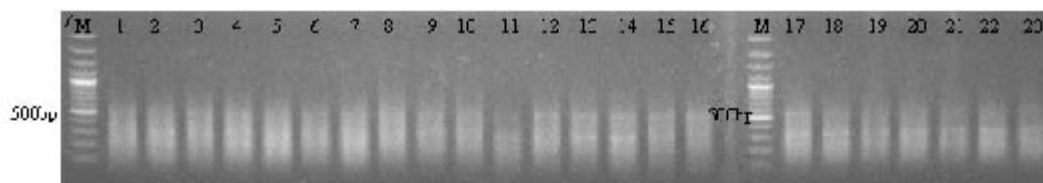


图 4-5 引物对 E+AAC/M+CAC 的选择性扩增产物 2% 琼脂糖凝胶检测结果

(图中 M 表示 DNA ladder, 1-23 为不同实验材料, 编号见表 1, 广东绿竹考未列入)

Fig. 4-5 Selectivity amplification of *Dendrocalamopsis oldhami* by primer pairs E+AAC/M+CAC in agarose gel (M means DNA ladder, 1-23 means materials Num., the same with Table 1)



选择性扩增产物与变性缓冲液经 94℃ 变性后，用 6% 聚丙烯酰胺凝胶电泳，银染后观察，20 对引物对均可以得到清晰的条带。图 4-6 是引物对 E+ACC/M-CAC 引物对的聚丙烯酰胺凝胶中的电泳结果，图 4-7 是引物对 E+ACCA/M+CACT 引物对的聚丙烯酰胺凝胶中的电泳结果。

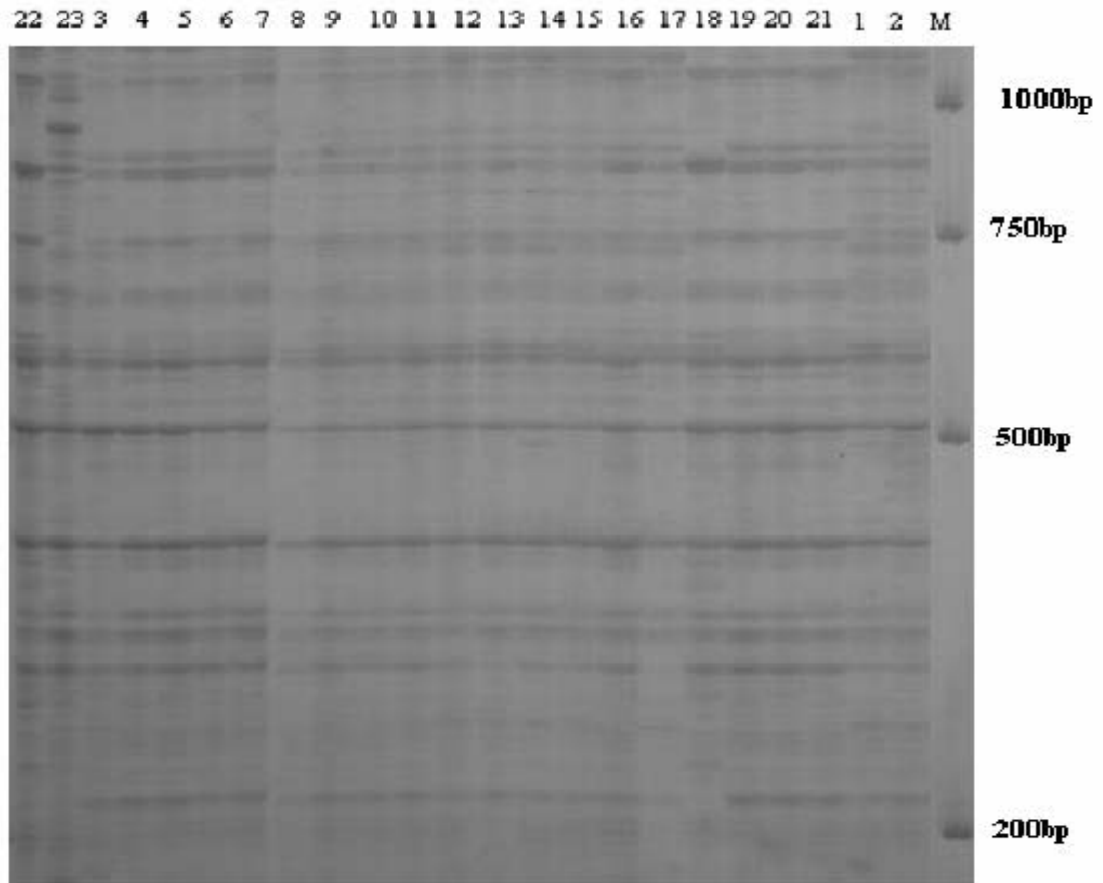


图 4-6 引物对 E+ACC/M+CAC 的选择性扩增产物聚丙烯酰胺凝胶电泳图

Fig. 4-6 Selectivity amplification of *Dendrocalamopsis oldhami* by primer pairs E+ACC/M+CAC in PAGE (M means DNA ladder, 1-23 means materials Num., the same with Table 1)

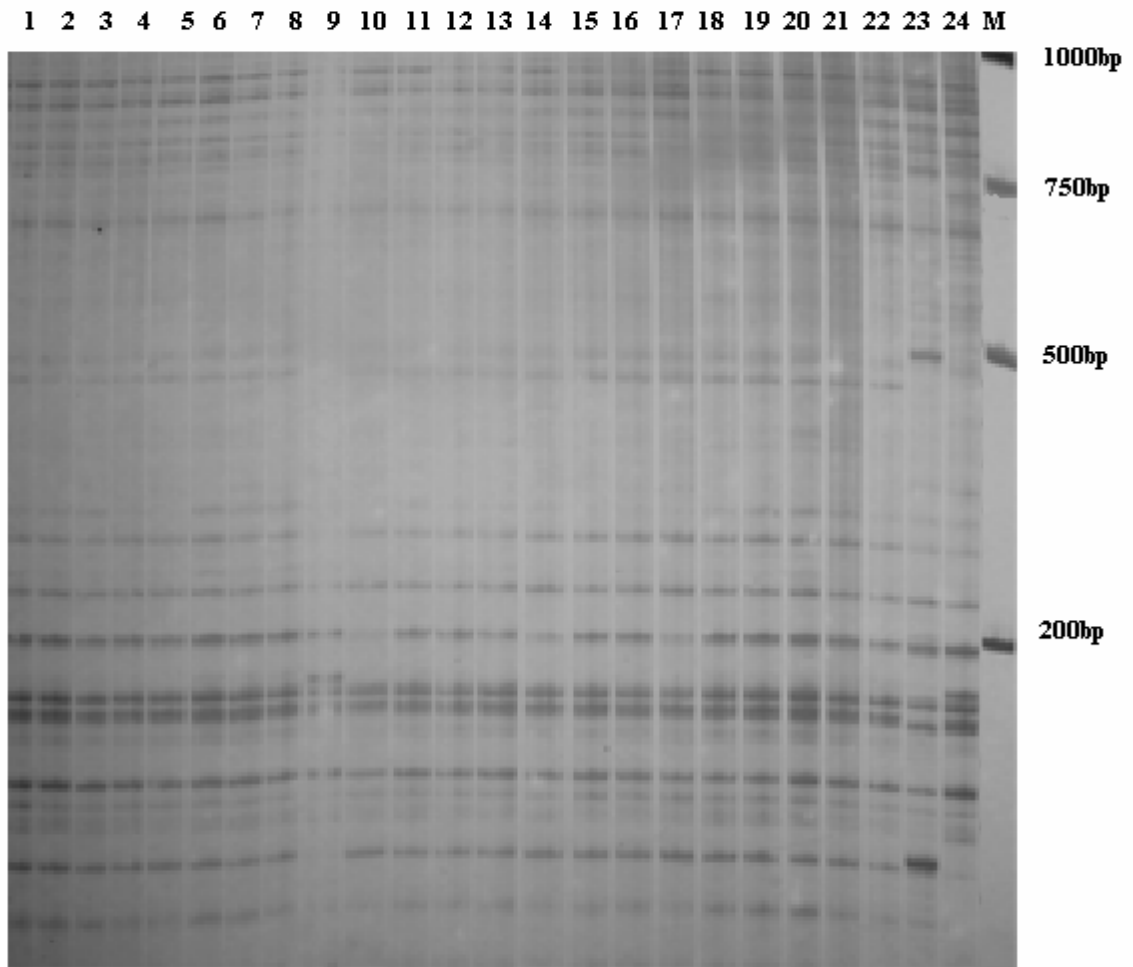


图 4-7 引物对 E+ACA/M-CAC 的选择性扩增产物聚丙烯酰胺凝胶电泳图

Fig. 4-7 Selectivity amplification of *Dendrocalamus oldhami* by primer pairs E+ACA/M+CAC in PAGE (M means DNA ladder, 1-24 means materials Num., the same with Table 1)

## 4.2.5 EST-SSR 的应用

### 4.2.5.1 绿竹 EST 序列的微卫星位点

从 GenBank 中 EST 序列的 318 条中, 设计得到 14 条含有微卫星位点的 EST 序列, 共含有 16 个 SSR 位点。这些 SSR 序列中, 有 6 个位点是二核苷酸重复, 有 7 个位点是三核苷酸重复, 2 个是四核苷酸重复, 1 个为五核苷酸重复。各微卫星的具体情况如表 3-2 所示。理论上可以对 16 个 SSR 位点进行扩增。

### 4.2.5.2 EST-SSR 引物在基因组 DNA 中的扩增

通过 EST 序列设计的 SSR 引物从基因组中扩增的产物不一定完全都是理论大小, 因为有些 EST 序列对应的基因组序列可能有内含子; 此外, 通过 EST-SSR 引物扩增

的不一定是单一的位点，绿竹是多倍体植物，可能存在那些与 EST 序列同源的无效等位基因（序列有缺失、突变、修饰等原因引起），所以一个引物可能扩增出多个位点。目前我们从 16 对引物的扩增产物中通过测序鉴定得到 5 个 SSR 位点，分别是表 3-2 中的 DO5、DO10、DO11、DO12、DO13，这 5 个引物能够用于不同产地绿竹的遗传多样性分析。

#### 4.2.5.3 EST-SSR 在绿竹遗传多样性的应用

用上述 5 个通过测序鉴定的绿竹 EST-SSR 位点对 24 个不同产地绿竹及其近缘种进行遗传多样性检测，其中 2 对引物（DO11 和 DO12）在 24 个样品中扩增的位点没有多态性（图 4-8），3 对引物（DO5、DO10 和 DO13）扩增的位点在除了广州绿竹（采自华南植物园）、乌脚绿和苦绿竹外的 21 绿竹样品未有差异性条带（图 4-9），引物对 DO13 图片未列出。

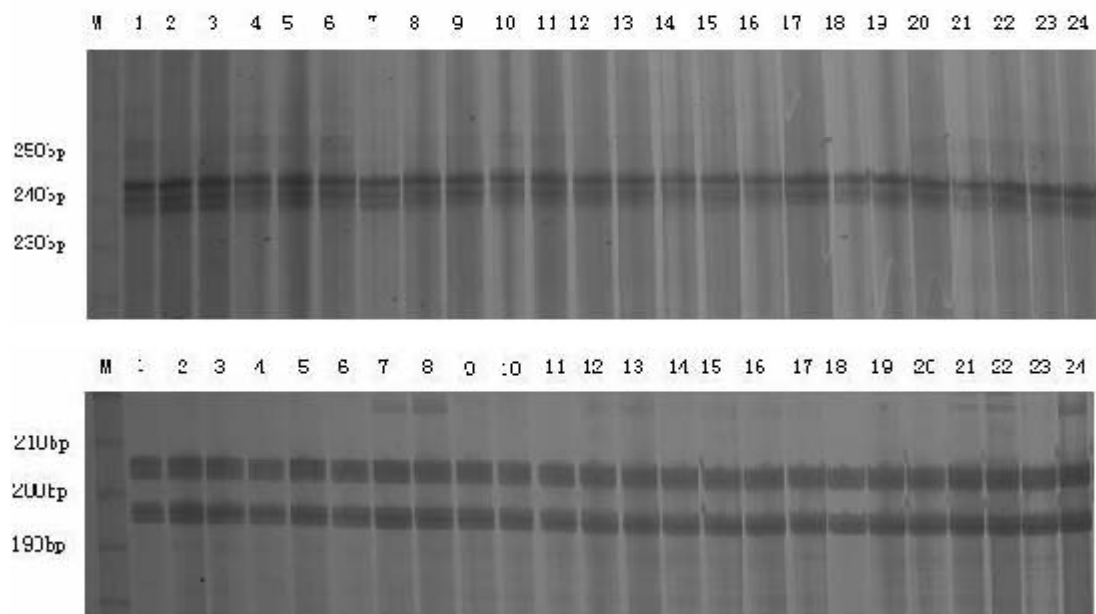


图 4-8 引物对 DO11 和 DO12 对 24 个绿竹样品的扩增产物的聚丙烯酰胺凝胶电泳图

Fig. 4-8 Amplification of *Dendrocalameopsis oldhami* by primer pairs DO11 and DO12 in PAGE (M means DNA ladder, 1-24 means materials Num., the same with Table 1)

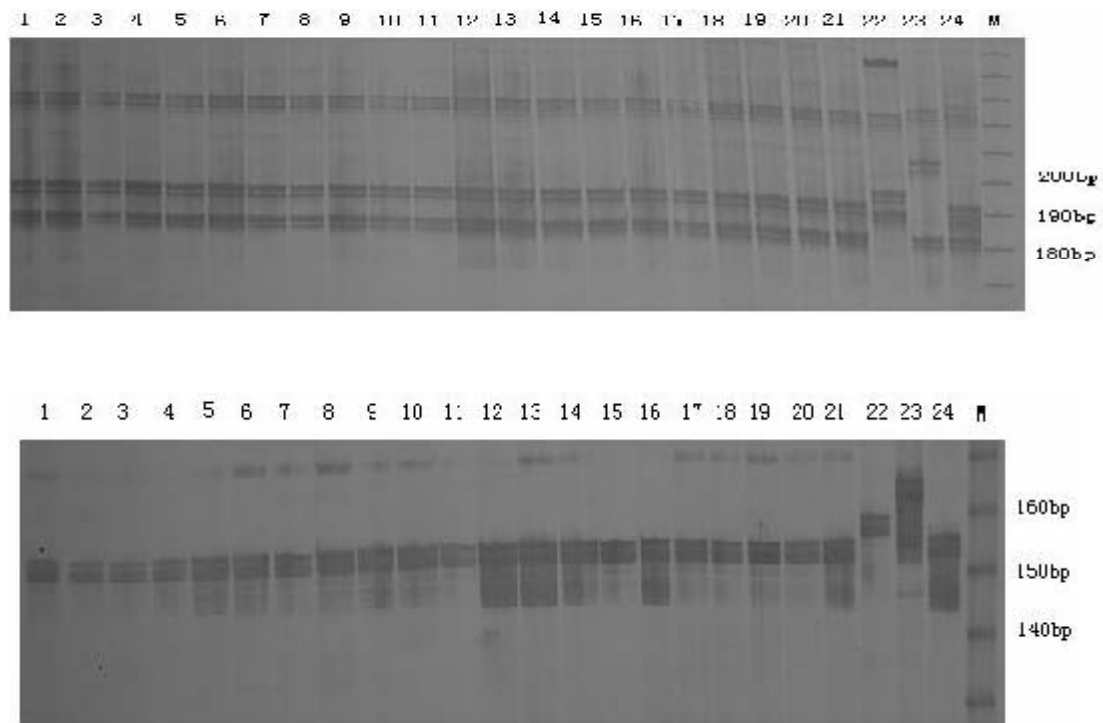


图 4-9 引物对 DO5 和 DO10 对 24 个绿竹样品的扩增产物的聚丙烯酰胺凝胶电泳图  
Fig. 4-9 Amplification of *Dendrocalamopsis oldhami* by primer pairs DO5 and DO10 in PAGE (M means DNA ladder, 1-24 means materials Num., the same with Table 1)

### 4.3 小结

#### 4.3.1 基因组 DNA 提取分析

AFLP 是一种操作步骤较为复杂的分子标记技术, 该技术对 DNA 模板虽然要求的量较少, 但是对 DNA 的质量要求较高, 有效制备高质量的基因组 DNA 是 AFLP 技术关键的第一步。在本研究中采用改良的 CTAB 法从绿竹叶子中提取基因组 DNA, 所得基因组 DNA 较纯净, 说明该方法能很好地去掉蛋白质和多糖, 解决了竹类植物的叶子中多糖和蛋白的含量比较高所带来的不利因素。残留过多的蛋白质和多糖会严重影响 Taq 酶、限制性内切酶的活性, 对 PCR、酶切产生影响, 从而引起实验结果不稳定、不可靠, 同时也会对聚丙烯酰胺凝胶电泳泳道的背景造成干扰。此外用该方法提取基因组 DNA 的得率也较高, 适用于 AFLP 研究。

#### 4.3.2 AFLP 分析

##### 4.3.2.1 酶切与连接分析

基因 DNA 的酶切和连接效果好坏直接影响到 AFLP 技术的 PCR 扩增, 传统酶切和连接是分步进行的 (Thomas, 1995; Mackill, 1996; Barrett, 1998), 但近年有不少的研究采用酶切连接一步反应体系进行 (鞠秀芝, 2004)。本试验采用 *EcoR* I 和

*Mse* I 内切酶, 二者的酶切适宜温度分别大致相同, 为 37℃, 而连接酶的最适温度 16℃, 因此比较了采用酶切连接一步法与二步法的实验效果, 二种方法的效果差异不明显, 由于 AFLP 反应体系的步骤较复杂, 反应过程较长, 而酶切连接一步法时间掌握在 8-10h, 就能达到较好的效果, 同时大大节省实验时间。另外可以考虑采用 *Mse* I / *Ase* I、*Taq* I / *Ase* I 等内切酶组合来检测样品之间的多态性。

#### 4.3.2.2 预扩增、选择性扩增与聚丙烯酰胺凝胶电泳分析

从预扩增, 选择性扩增的电泳结果来看, 本研究所建立的 AFLP 体系可以稳定地对绿竹基因组 DNA 进行扩增, 得到的电泳条带清晰、条带数丰富, 预扩增产物稀释倍数应合适, 虽然 AFLP 分析对 DNA 模板浓度的变化不敏感, 但如果模板浓度太低, 谱带强度则变弱并且有些谱带发生缺失, 而浓度过高时, 银染结果可能出现泳带背景变深, 带纹有拖尾现象, 不利于条带分析。

#### 4.3.2.3 银染分析

银染是目前代替同位素标记的最好检测方法, 但是银染过程也是一个相对较复杂的过程, 影响因素较多, 因此可能影响因素有: (1) 选择性扩增的质量是影响银染显色的关键因素之一, 扩增效果好, 则条带清晰; (2) 所用的试剂和水要求尽量纯, 不能含有离子杂质, 否则会导致图谱发黄, 背景加深; (3) 染色后的漂洗时间也是关键因素, 过长导致条带变弱, 过短导致背景模糊; (4) 显影液的温度也明显影响显色效果, 一般要求 8-12℃, 以确定保条带清晰, 反差明显, 背景较浅。此外, 含适当甲醛浓度的显影液, 对于增加聚丙烯酰胺凝胶电泳敏感性与特异性具有重要的作用 (陈大霞, 2003)。

#### 4.3.2.4 绿竹产地的遗传多样性分析

分子标记在绿竹研究过去都采用 RAPD 技术 (吴益民, 1998; 余学军, 2005), 但 RAPD 标记在实验过程中容易产生假带、共迁移等现象, 重复性较低, 结果并不稳定。

本次实验采用 20 对选择性引物对 21 个绿竹样品的 AFLP 分析尚未扩增出差异性条带, 但 2 个近缘种均扩增出明显的差异性条带, 获得这样实验结果的可能原因: 绿竹开花现象较为普遍, 但种子的结实率和发芽率都低, 缺少有效的有性繁殖体系, 因此遗传分化基础低, 同时较高的无性繁殖能力, 使得不同产地的绿竹可能来自于同一个或多个十分相近的克隆 (无性系), 属于平行进化的过程。

研究认为, 一些通过无性繁殖的植物其遗传多样性的来源主要有: (1) 原始 (古老) 起源的几个亲本遗传多样性通过无性繁殖保留下来; (2) 少量杂交; (3) 体细胞突变。目前竹类植物相关的研究甚少, 绿竹特殊的生物学特性决定其借鉴其他物种的 AFLP 研究基础有一定的难度, 但其研究前景是乐观的, 绿竹不同产地、不同个体形态学的变异并不能完全反映基因型的差异, 但表现型与基因型之间是存在着必然的联系, 表型的变异应该可以在基因、基因表达或基因调控上找到验证。

### 4.3.3 EST-SSR 分析

竹类植物的 SSR 研究甚少,已开发竹类植物的 SSR 引物更是微乎其微。随着比较基因组学的发展,利用水稻获得的丰富遗传信息,开展同属禾本科竹亚科植物的研究,是目前研究竹子微卫星标记的有效途径之一。李淑娥等(2002)利用水稻微卫星引物对竹子的基因组 DNA 进行随机扩增,得到了一些特异性条带,但没有对特异性条带进行测序分析,即未开发出真正意义上的微卫星位点。如果继续利用不同物种间保守性不高的水稻、小麦、高粱等近缘属植物的 SSR 引物来寻找竹子的 SSR 位点,费时且费钱。Nayak 和 Rout 等对勒竹族的印度簕竹(*Bambusa arundinacea*)采用筛选基因组文库和 Southern 杂交的传统方法,获得了 6 个 SSR 位点,并就此分析了等位基因和这些位点在亲缘种间的遗传多样性,但由于得到的位点较少,限制了后续研究工作的开展。

#### 4.3.3.1 SSR 标记的开发

本研究从 5 对引物扩增的 SSR 位点来看,各地绿竹样品中,除广州绿竹以外,其它样品之间未扩增出有差异位点,但是从产地绿竹各项形态指标调查分析,各地绿竹在形态、笋品质等是存在一定的差异。分析实验结果,一方面,竹子外部形态变异(如绿秆上有黄条纹),可能是易受到环境因素和个体发育的影响,源于芽变过程或基因表达过程中甲基化的作用等,而且竹类植物无性繁殖能力强,性状重复力较高,表现并保持表型上的差异;另一方面,EST 序列是 mRNA 的产物,在构建 EST 库时各种大量表达基因的 mRNA(绝大部分是功能基因)更容易检测到,由于其功能的特性,决定 EST-SSR 具有高保守性,限制了其在群体内的多样性变化,从而降低其检测能力。

实验表明,广州绿竹和其他产地绿竹在有的位点上具有遗传多样性。分析其原因:(1)广州绿竹材料采自华南植物园,采样竹丛的准确性有待考证。(2)可能广州绿竹确与其他产地绿竹样品确实分别来源于二个无性系。这些可能原因都有待今后扩大收集绿竹资源的范围,增加取样材料,进一步分析 SSR 位点的遗传多样性得以验证。

#### 4.3.3.2 近缘种 SSR 位点的应用

Nayak 等对印度簕竹(*Bambusa arundinacea*)通过基因组文库的构建和 Southern 杂交方法,获得的 6 个 SSR 位点旨在分析等位基因以及这些位点在亲缘种间差异性。本次实验选取了绿竹属马脚绿和苦绿竹对照,通过 SSR 分析时发现,2 个近缘种与绿竹之间具有多处相同或不同的 SSR 位点,(1)具有不同的 SSR 位点可以通过多态性分析用以鉴别和区分不同竹种或无性系;(2)一些属于绿竹及近缘种所共有的 SSR 位点,可能属于保守性的位点,可以作为竹种归属鉴定的分子生物学理论依据,这有待进一步研究。

综上所述,本次实验建立了一套较稳定的绿竹 AFLP 实验体系,能够有效地鉴定



与区分绿竹及其同属不同竹种之间遗传差异，其结果稳定可靠，鉴于绿竹特殊的生物学特性，今后将扩大其种质资源的收集范围，增加分析样品数量，改善实验条件与方法，增加内切酶组合、选择性碱基个数等，进一步优化 AFLP 实验体系，选择更多 EST-SSR 引物对绿竹基因组 DNA 变异的分析。此外也考虑选择更多的分子标记技术多方面分析其遗传的多样性。

绿竹属于形态变异大但遗传变异小的物种，很低的种子繁殖率和较强的无性繁殖力，可能导致种内遗传分化较小，但表型性状普遍存在着不同程度的变异，这种变异性状有着较高的广义遗传力（重复力），已具备进一步开展地理种源试验物质基础。

## 5 绿竹越冬生理的多样性研究

温度是植物发育的必要条件之一，也是植物自然地理分布的主要限制因素。绿竹的生长与分布受水热条件的影响很大，极端气温是主要限制因素之一，其中最关键温度是1月均温和极端最低温度，因此绿竹仅适生于亚热带季风气候带。随着市场对绿竹笋、材需求的不断加大，绿竹栽培面积逐步扩大，商品性绿竹林已向山地发展，栽培种植在海拔500m以下的丘陵地；同时，随着全球性气候变暖与人为活动频繁，绿竹栽培区域已北移至中亚热带南缘，在浙江、四川、湖南等地引种成功，其适生温度是年平均温度16-22℃，1月平均温度7-12℃，极端低温可耐-5℃。前期的研究发现在福建绿竹栽培区北缘，冬季持续低温与骤降温容易构成低温胁迫，其损伤是影响绿竹产量与品质的直接原因。

为避免环境差异对植物产生不同的影响，本研究在相同环境下，对4个具有区域代表性的绿竹地理种源开展在低温胁迫下的生理反应差异，探讨在自然降温过程中，绿竹的叶绿素荧光参数及其抗寒生理指标的动态变化，结合隶属函数法，综合评价分析不同地理种源绿竹越冬能力的遗传差异，为今后在各地绿竹的引种栽培和推广提供理论基础，也为抗寒材料的早期诊断提供参考依据。

### 5.1 材料及方法

#### 5.1.1 试验地自然概况与造林设计

试验地位于福建省福安市白沙村，位于东经119°36'，北纬26°30'，气候属中亚热带海洋性季风气候。光照充足，雨量充沛，年降雨量为1350-2150mm，年平均气温15-20℃，1月平均温度4-10℃，7月平均温度24-30℃，极端最高气温43.2℃，极端最低气温-5.2℃，年平均相对湿度78%-83%，无霜期230-300d，土壤为肥沃的沙壤土，微酸性，为绿竹生长适宜地区。

造林设计：在绿竹资源调查基础上，收集来自福建、浙江2省12个不同地理起源的绿竹集中栽培，所选择绿竹母竹材料是以当地起源，至少在当地栽培50年以上。造林地地势平坦，试验采用随机区组设计，块状造林，各区组内土壤气候差异不大，每一区组为一个种源编号，母竹移栽，每个地理种源栽植50株。按照绿竹丰产栽培技术标准进行营造与管理。

#### 5.1.2 试验材料与方法

试验材料取自福安绿竹试验林，选择4个具有区域代表性（代表着绿竹分布的东、西、南、北4个区域）的绿竹地理种源：温州、漳州、尤溪、福安，利用自然界温度季节性的变化，从2007年11月到翌年3月每月中下旬，选择天气较好的日子，在9:00左右尽量同时采样，随机选取每个绿竹种源的5株植物，采集绿竹中部向阳面当

年生枝条顶端向下第 2-6 片生长充实的功能叶，用塑料管装好及时做好标记，并装入液氮罐中带回实验室。置于-68℃±5℃低温冰箱保存，测定生理指标（重复三次）。对光合、色素含量和叶绿素荧光参数测定的叶片要挂牌标记，以保证每次定株定叶片测定。注：利用最高最低温度计实测记录样地 2007 年 11 月至 2008 年 2 月的每日最高最低温度变化。

### 5.1.3 研究指标的测定方法

#### 5.1.3.1 叶绿素含量的测定—分光光度计法

测定方法：取相同部位叶片，洗净、擦干，去除中脉，剪碎并混均匀；用电子天平精确称取剪碎的样品 0.300g，放入 25ml 的容量瓶中，用提取液溶液 25ml 浸泡，

$$Ca(mg/g) = (12.7D_{663} - 2.69D_{645}) \times \frac{V}{1000 \times W} \quad (\text{式 } 5-1)$$

$$Cb(mg/g) = (22.9D_{645} - 4.68D_{663}) \times \frac{V}{1000 \times W} \quad (\text{式 } 5-2)$$

$$Ct(mg/g) = Ca + Cb = (20D_{645} - 8.02D_{663}) \times \frac{V}{1000 \times W} \quad (\text{式 } 5-3)$$

式中：V 是提取液叶绿素提取液的最终体积

W 是提取用的叶组织的鲜重克数

将盛有提取液及试验材料的容量瓶放在避光处；20 小时后植物叶组织变白，取出容量瓶将叶绿素提取液上下摇匀后倒入比色杯内，以提取液为空白对照，用 UV-2550 分光光度计，在波长 645nm、663nm 下测光密度值；根据公式可计算出每克鲜叶组织中所含叶绿素 a、b 的量(用 mg/g 表示)。

#### 5.1.3.2 叶片中可溶性糖含量测定

(1) 标准曲线的制作：取 20ml 刻度试管 11 支，从 0—10 分别编号，按表 4-1 加入溶液和水，然后按顺序向试管内加入 0.5ml 蒽酮乙酸乙酯试剂和 5 mL 浓硫酸，摇匀。立即将试管放入沸水浴中，逐管准确保温 1min。取出后自然冷却至室温。然后以空白为参比，在 620nm 波长下比色测定，以糖含量为横坐标，光密度为纵坐标，绘制标准曲线，求出标准直线方程。

表 5-1 蔗糖溶液的配制用量  
Tab.5-1 Confecting dosage of sucrose solution

管号	0	1-2	3-4	5-6	7-8	9-10
100ug/L 蔗糖标准液	0	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0
水 (ml)	2.0	1.8	1.6	1.2	1.2	1.0
蔗糖量	0	20	40	60	80	100

(2)可溶性糖的提取:取新鲜植物叶片,擦净表面污物,剪碎混匀,称取 0.30-0.50g,共 3 份,分别放入 3 支刻度试管中,加入 5-10mL 蒸馏水,塑料薄膜封口,于沸水中提取 30min (提取 2 次),提取液过滤入 25mL 容量瓶中,反复冲洗试管及残渣,定容至刻度。

(3)测定吸取 0.5mL 样品液于试管中(重复 2 次),加蒸馏水 1.5ml,与制作标准曲线的步骤相同,按顺序分别加入蒽酮、浓硫酸溶液,显色并测定光密度,由标准线性方程求白糖的量,按下式计算测试样品中糖含量。

$$\text{水溶性总糖}\% = C \times V \times n \times (106 \times a \times W) - 1 \times 100\% \quad (\text{式 } 5-4)$$

注: C—标准曲线所得水溶性总糖含量/ $\mu\text{g}$ ; n—稀释倍数;

V—提取液总体积/ml; a——测定所取提取液体积/ml ;

W—组织重量/g。

### 5.1.3.3 酶活性的测定

(1) 酶提取液的制备:将材料先用流水冲洗,再用去离子水冲洗后,滤纸吸干浮水,去中脉,称取 0.5g 叶片剪碎后置入预冷的研钵中,先加入 3ml pH=7.8 的磷酸缓冲液(0.05M) (含 1%聚乙烯吡咯烷酮),加少许石英砂在冰浴中充分研磨成匀浆,然后用 3ml 分 4 次冲洗研钵至 50ml 离心管中,两两配平后置于离心机于 2-4℃ 10000rpm 离心 15-20min,再加入 pH=7.8 的磷酸缓冲液(0.05M)25ml 清洗残渣,2-4℃ 10000rpm 离心 15min,合并上清液即为酶提取液,倒入有盖子的小管,在 0-4℃ 下保存备用。

(2) 超氧化物歧化酶(SOD)的测定:取干净试管,按表 5-2 依次加入下列试剂:pH=7.8 磷酸缓冲液(0.05M),甲硫氨酸,氮蓝四唑,EDTA- $\text{Na}_2$ ,再加入核黄素,然后每个试管分别加入酶提取液,对照管不加酶液,共计 3.3ml,混匀后,给 1 支对照管罩上比试管稍长的双层黑色硬纸套遮光,各管同时置于光照为 4000lx 日光灯下反应 15min(要求光照情况一致,反应温度控制在 25-35℃ 之间,视酶活性高低适当调整反应时间),至反应结束后,用黑布罩上三角瓶,终止反应。以遮光对照管为空白,分别在 560nm 波长下测定各管的吸光度。

表 5-2 测定 SOD 酶活性的试剂配制及用量

Tab.5-2 Volume of difference reagents to determine SOD enzyme activity

试剂	用量 (ml)	
	样品管	对照管
0.05mol/L 磷酸缓冲液(PH=7.8)	1.5	1.6
130mmol/L 甲硫氨酸(Met)溶液	0.3	0.3
100mmol/L EDTA- $\text{Na}_2$ 溶液	0.3	0.3
750mmol/L NBT 溶液	0.3	0.3
0.1mg/ml 核黄素	0.3	0.3
提取酶液	0.1	0
蒸馏水	0.5	0.5

注:空白对照管中以缓冲液代替酶液

$$\text{SOD 活性} = (A_0 - A_S) \times VT / (0.5A_0FW \times V_1) - 1 \quad (\text{式 5-5})$$

式中：SOD 总活性=每克鲜重含酶单位数/g；

AS：样品管的吸收值；A0：对照管的吸收值；VT：样液总体积/ml；

V1：测定时样品用量/ml；FW—样品鲜重/g。

（注：测定前根据表 5-2 中除核黄素和酶液外各试剂按比例混合后一次加入 3.7ml，然后依次加入核黄素和酶液。）

（3）过氧化物酶(POD)的测定：采用愈创木酚法。

混合液的配制：取 0.1mmol/L pH6.0 磷酸缓冲液 200ml 于烧杯中，加入愈创木酚 112ul，于磁力搅拌器上加热搅拌，直至愈创木酚溶解，待溶液冷却后，加入 30% $H_2O_2$  76ul，混合均匀，保存于冰箱里。

取比色杯，加入于 1 只中加入 0.05mol/L 磷酸缓冲液(pH=7.8)0.1ml，再加入反应混合液 3ml，为零对照，其他加入酶液 0.1ml 和反应混合液 3ml，立即测定，在 470nm 波长下比色，每 30s 读一次数，测定 OD 值。

$$\text{POD} = \Delta OD_{470} / (\text{min} \cdot \text{mg}) \quad (\text{式 5-6})$$

#### 4.1.3.4 可溶性蛋白质含量测定

（1）标准曲线的绘制：取 6 支具塞试管，按下表加入试剂，加入 5ml 考马斯亮兰 G-250 试剂，盖塞，反转混合数次。放置 2min 后，用 1cm 光径比色杯在 595nm 下比色，绘制标准曲线。

表 5-3 牛血清蛋白溶液配制及测定

Tab.5-3 The confecting dosage of oxblood albumin solution

管号	1	2	3	4	5	6
100ug/ml 牛血清蛋白量(ml)	0	0.20	0.40	0.60	0.8	1.0
蒸馏水量(ml)	1.00	0.80	0.60	0.40	0.2	0
蛋白质含量(mg)	0	0.20	0.40	0.60	0.8	1.0

（2）蛋白质含量的测定：吸取样品提取液 0.1 ml(样品提取见各酶活性测定)，放具塞刻度试管中(设两个重复管)，加入 5ml 考马斯亮兰 G-250 试剂，充分混合，放置 2min 后在 595nm 下比色，记录吸光度值，并经过标准曲线查得蛋白质的含量。

$$C = (a \cdot v_1 / v) / w \quad (\text{式 5-7})$$

式中：c 样品蛋白质含量/mg/g.FW；a 查标准曲线所得每管蛋白质含量/mg；

v1—提取液总体积/ml；v—测定所取提取液体积/ml；w—取样重/g

#### 4.1.3.5 叶绿素荧光参数测定

对每个地理种源选择发育正常、长势健壮的 1 年生竹 3 株，在每株选择竹子中上

部且伸展方向一致的第二、三片功能叶片挂牌标记测定。采用便携式叶绿素荧光分析仪(PAM-2100 Malz Germany)和软件(DA-200,Heinz,Walz)测定提取叶片叶绿素荧光参数数据。选择晴天 8:00-11:00,对标记叶片不离体情况下测定各项参数,重复 3 次读数,求算平均值。每次测定前将叶片暗适应 20 min,然后依次照射检验光、饱和脉冲光,获取参数:初始荧光( $F_0$ )、可变荧光( $F_v$ )、最大荧光( $F_m$ )、PS II 最大光能转换效率( $F_v/F_m$ )、PS II 潜在活性( $F_v/F_0$ );打开内源光化光至稳态荧光( $F_t$ )后照射远红外光,获取参数:光下最小荧光( $F_0'$ )、光下最大荧光( $F_m'$ )、可变荧光( $F_v'-F_m'-F_0'$ )、光化学猝灭系数( $qP=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_0')$ )、非光化学猝灭系数( $qN=1-(F_m'-F_0')/(F_m-F_0)$ )、PS II 电子传递量子效率 $[\Phi \text{ PS II}=(F_m'-F_s)/F_m']$ 、PS II 光能捕获效率( $F_v'/F_m'$ )、Yield 是 PS II 的实际光化学效率。

## 5.2 结果与分析

### 5.2.1 福安试验点自然降温过程的温度变化

通过每日最高温度与最低温度野外实测记录,统计结果表明,2007 年 11 月至 2008 年 2 月,福安试验林野外气温总体上呈现先降低,后升高的变化趋势。该时期零度左右的低温集中出现于 2008 年 1 月中下旬,日最低气温出现于 2008 年 1 月 2 日,为  $-2.5^{\circ}\text{C}$ 。该段时间月平均最高、最低气温如图 5-1 所示。

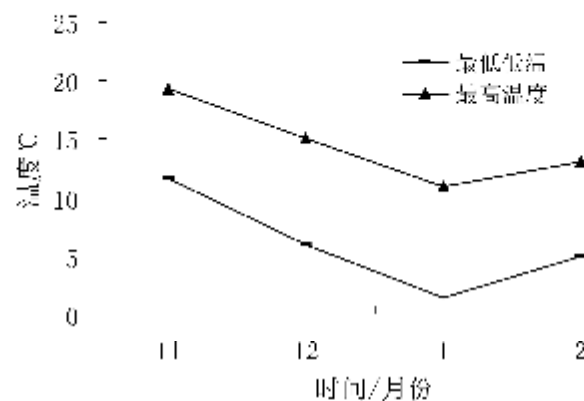


图 5-1 2007 年 11 月-2008 年 2 月福安月平均最高温度与最低温度变化

Fig.5-1 The monthly even highest and lowest temperature from November 2007 to February 2008 in Fuyan

### 5.2.2 越冬过程叶片保护酶活性的动态变化

研究表明,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)共同组成保护酶系统,以清除自由基对膜的过氧化酸坏作用,避免细胞由于低温等逆境条件下积累的活性氧所造成的膜伤害,SOD、CAT、POD 三者协调一致才能使植物体内的活性氧和自由基维持在正常水平上,因此将三种酶活性变化常用于鉴定植物



抗寒性的生理指标（石雪晖，1996；吴建慧，2004；武宝干，1989）。

#### 5.2.2.1 SOD 活性的动态变化

SOD 酶是细胞内重要的保护性酶，其在植物体内主要用于清除超氧阴离子自由基等活性氧，以维持体内活性氧代谢平衡，从而对机体起到保护作用。其活性大小直接反映细胞对逆境的适应能力，间接说明植物耐寒性的强弱。如果 SOD 酶活性的增大表明在低温胁迫下其清除自由基的能力增强。

在自然降温的过程中，绿竹叶片 SOD 酶活性变化如图 5-2 所示，温州绿竹、福安绿竹、尤溪绿竹和漳州绿竹的 SOD 活性均呈逐渐增加的趋势，从 11 月份到 12 月份，SOD 活性的上升比较缓慢，至 1 月份，温州绿竹的 SOD 活性较福安绿竹、尤溪绿竹和漳州绿竹升高的幅度加大，至 2 月份后，4 个地理种源的绿竹的 SOD 活性分别达到 1391.32 U/g·FW、1411.21 U/g·FW、1321.13 U/g·FW、1441.94 U/g·FW。此外，在整个越冬过程中，温州、福安绿竹的 SOD 活性值均高于尤溪、漳州绿竹。

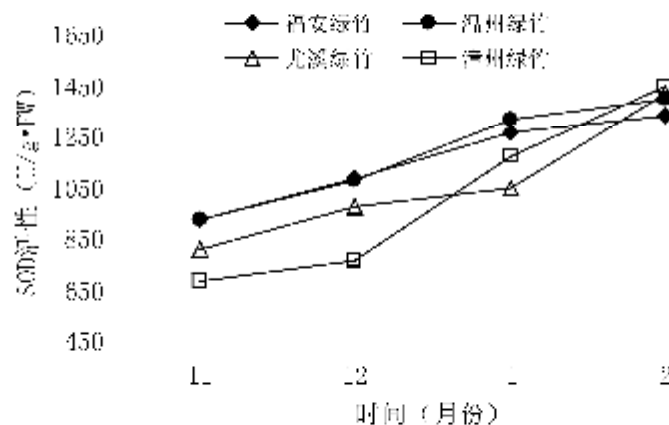


图 5-2 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的 SOD 活性的变化

Fig.5-2 The change of SOD activity in leaves of four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

由此表明，随着温度的降低，超氧自由基不断增加与积累，刺激了叶片内 SOD 活性增强，使得绿竹体内的抗氧化酶系统被激活，SOD 活性的增强能有效提高植株抗低温能力，温州绿竹、福安绿竹 SOD 值增高能力显示其抗寒性相对较强。

#### 5.2.2.2 POD 活性的动态变化

POD 是保护酶系统的组成成分之一，能在逆境中清除植物体内的活性氧，减少 OH 的形成，维持体内的活性氧代谢平衡，保护膜结构，减轻有毒物质对活细胞的毒害，延迟和阻止细胞结构的破坏，使组织保持活力，从而使植物在一定程度上忍耐抵抗低温胁迫（利容干，2002）。

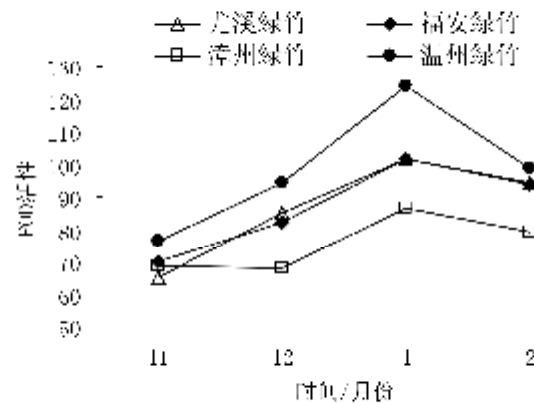


图 5-3 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的 POD 活性的变化

Fig.5-3 The change of POD activity in leaves of four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

POD 活性变化见图 5-3, 自然降温下, 温州、福安、尤溪和漳州的绿竹叶片中 POD 酶的活性均发生显著的变化, 呈现先升高再降低的变化趋势, 到 1 月分别达到最大值 124.10、101.90、101.91 和 86.46, 分别比 11 月份增加了 62.7%、56.3%、45.1% 和 26.3%。温州、福安绿竹增大幅度最多, 漳州绿竹增幅最少。就整体水平而言, 温州绿竹 POD 活性最高, 福安和尤溪绿竹居中, 漳州绿竹 POD 活性最低。研究表明, 抗寒性强的植物在逆境中 POD 酶活性明显高于抗寒性差的植物, 因此从 4 个地理种源 POD 活性值可知, 温州绿竹 POD 酶活性最强, 漳州绿竹的较差。

### 5.2.3 越冬过程叶片渗透调节物质含量的动态变化

#### 5.2.3.1 可溶性蛋白含量的动态变化

低温引起蛋白质谱系的变化已在研究中达成共识, 目前, 低温胁迫下可溶性蛋白质的变化和逆境蛋白的诱导引起了众多学者的关注。现存在两种观点: 一种观点支持低温导致植物细胞中可溶性蛋白质量变的一般趋势是含量的增加; 另一种观点认为可溶性蛋白含量在抗冷锻炼中并没有实质性的改变, 或者可溶性蛋白质的增加与植物抗冷性的增强并不存在因果关系。

可溶性蛋白质的亲水胶体性质强, 能增强细胞持水力, 因而在低温胁迫下, 植物体内可溶性蛋白质含量的升高有利于抗冷性的提高。Faw (1976), 认为低温胁迫下可溶性蛋白质含量的升高, 既可能是有新蛋白质的合成, 也可能是从膜或其它结合形式降解释放, 还可能是提取过程中发生的变化。彭艳华等 (1992), 研究得荇叶可溶性蛋白质含量上升是因为有部分新蛋白质合成, 它对植物的耐冷性及对低温的敏感性起重要作用。Chen (1983), 观察到马铃薯的抗寒种在低温锻炼期间抗寒性的提高, 几乎与可溶性蛋白质增长的时间进程平行。不抗寒的品种可溶性蛋白质略有增高, 抗寒性则与锻炼前无差异, 在草莓、蛇莓研究中也有类似报道。

由图 5-4 可以看出, 越冬期间温州、福安绿竹可溶性蛋白质含量随低温胁迫程度的变化, 呈现先升后降, 再上升的变化趋势, 而尤溪、漳州绿竹呈先下降后上升趋势。在 11 月份, 4 个地理种源之间可溶性蛋白含量没有太大的差别, 抗寒锻炼处于开始阶段, 随温度的降低而蛋白质有所增加, 至 1 月份, 蛋白质分解加速, 合成减少, 蛋白质含量迅速下降, 这可能与蛋白质合成酶的钝化和能源(ATP)的减少有关。

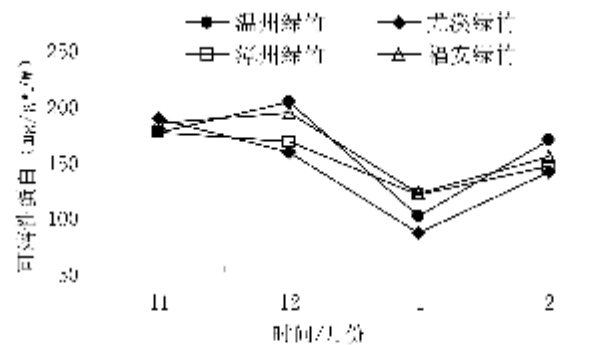


图 5-4 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的可溶性蛋白含量的变化

Fig.5-4 The content of Soluble Protein in leaves of four *Dendrocalamus oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

### 5.2.3.2 可溶性糖含量的动态变化

一般认为糖类物质的积累与植物的抗寒能力呈正相关, 细胞内可溶性糖含量多时, 可使细胞渗透压增大, 保水能力增强。此外, 糖还能提供碳源和底物, 诱导其它与抗寒性相关的生理生化过程的进行, 如蛋白质的合成等, 有助于抗寒性的增强。同时, 糖类还具有保护蛋白质避免低温所引起的凝固作用, 这进一步提高了植物的抗寒性。可溶性糖含量越高, 其相应冰点越低, 植物抗寒性越强, 反之亦然。

绿竹叶片中的可溶性糖含量分析表明 (图 5-5), 随着气温的下降, 温州、福

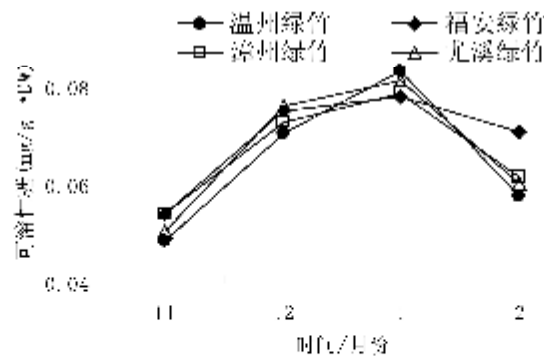


图 5-5 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹可溶性糖含量的变化

Fig.5-5 The content of Soluble Sugar in leaves of four *Dendrocalamus oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

安、尤溪和漳州绿竹的叶片可溶性糖含量均呈上升趋势。到1月份达到了最大值,分别为0.083、0.081、0.078和0.075,相应比11月份提高了71.5%、61.2%、44.1%和38.0%。上升幅度为漳州绿竹>尤溪绿竹>福安绿竹>温州绿竹。2月份,随气温回升各地种源的绿竹叶片可溶性糖含量都有所降低,尤其漳州绿竹的可溶性糖含量变化较明显,由此表明,随温度的降低,绿竹叶片中可溶性糖是不断积累的过程,这是其对低温环境的一种保护性反应,缓解了低温对其造成的直接伤害。

#### 5.2.4 越冬过程绿竹叶片叶绿素含量的动态变化

叶绿素是植物光合作用中吸收光的主要色素,是植物固定光能过程中的第一步,在光合作用过程中参与从光能向生物能的转换(Pan, 1995)。低温胁迫下叶绿素含量的变化可反映出植物光合强度的强弱,通过对低温胁迫下叶绿素含量变化的研究,可以了解光合作用的变化规律。有研究表明低温胁迫引起叶绿素降解,含量减少,组成也发生变化。所以在生理生化研究中,叶绿素含量常可作为一种反映逆境胁迫对植物造成伤害程度的主要生理指标。宋绪忠(2002),研究表明,茶树叶片色素组成与植物的抗寒性关系密切,色素浓度对抗寒性影响较小,叶色值是衡量抗寒较好的指标,色素比值对抗寒性有较大的影响。

随着自然降温过程,叶绿素含量发生的变化如图5-6、5-7、5-8、5-9所示,4个地理种源绿竹的叶绿素含量呈现先下降后上升的趋势,到1月份下降至最低值。其中,温州、福安、尤溪的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量的最低值均出现在1月份,而漳州绿竹的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量在12月份就已达到了最低值;而后前3个地理种源的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量迅速上升,漳州绿竹的上升幅度最小;比较4个地理种源,温州绿竹在降温过程中,叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量一直维持在较高水平。

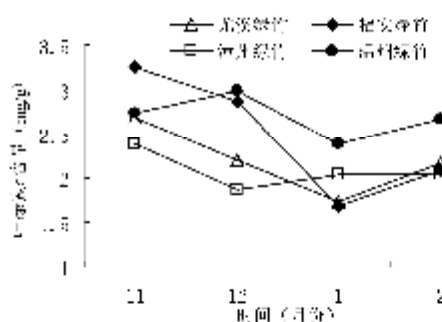


图5-6 自然降温过程中4个地理种源绿竹的叶绿素a含量的变化  
Fig.5-6 The content of chlorophyll a in leaves of four *Dendrocalamus strictus* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

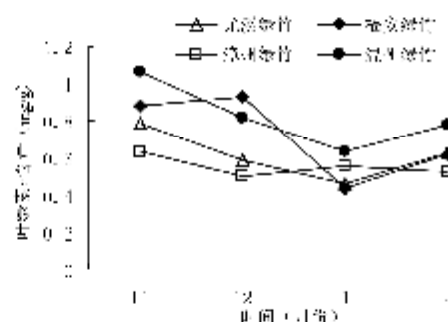


图5-7 自然降温过程中4个地理种源绿竹的叶绿素b含量的变化  
Fig.5-7 The content of chlorophyll b in leaves of four *Dendrocalamus strictus* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

叶绿素含量的下降,源于叶绿素的生物合成减少,合成速度小于分解速度造成,从而使得绿竹生长缓慢,代谢减弱。有研究表明低温条件下 POD 活性的减弱与 Chl 含量的降低有关,本实验结果也说明了这一结论。

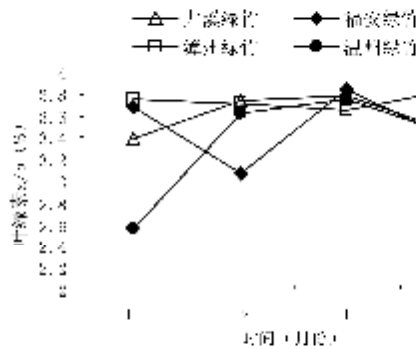


图 5-8 自然降温过程中四个地理种源绿竹的叶绿素 a 含量的变化  
Fig.5-8 The chlorophyll a in leaves of four *Dendrocalamus oldhamii* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

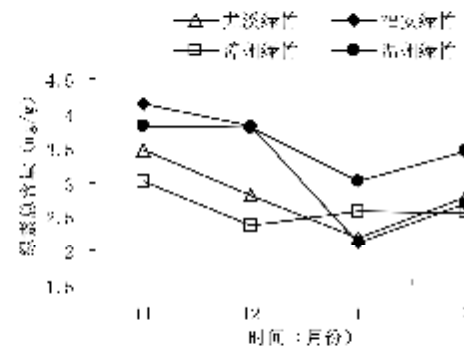


图 5-9 自然降温过程中四个地理种源绿竹的叶绿素总含量的变化  
Fig.5-9 The content of total chlorophyll in leaves of four *Dendrocalamus oldhamii* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

### 5.2.5 越冬过程中叶绿素荧光参数的动态变化

叶绿素荧光诱导现象是 Kautsky 于 1931 年发现的, 又称为 Kautsky 效应。叶绿素荧光动力学是以光合作用理论为基础, 为研究光系统 II(PSII)及其电子传递过程提供了丰富信息, 是研究植物光合生理状况及植物与逆境胁迫关系的理想探针(陈贻竹, 1995; 赵会杰, 2000)。在正常的生理温度条件下, 叶片所发射的荧光大部分来自 PSII 中的叶绿素 a (Krause, 1991)。光合机构中叶绿素吸收的光能主要有推动光合作用、转变成热散失和以荧光形式发射出来这 3 条途径, 由于这三者之间存在此消彼长的竞争关系, 所以, 通过荧光变化可以探测光合作用和热耗散的情况(Bradbury, 1984)。叶绿素荧光与光合作用中各个反应过程紧密相关, 任何逆境对光合作用各过程产生的影响都可通过体内叶绿素荧光诱导动力学变化反映出来。因此, 叶绿素荧光参数可作为逆境条件下植物抗逆反应的指标, 最常用的荧光参数是  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_m/F_v$ 、 $qP$ 、 $qN$  和  $qP$  等。

#### 5.2.5.1 $F_0$ 动态变化

$F_0$  表示 PSII 反应中心处于完全开放时的荧光产量, 称为最小荧光产量, 也叫固定荧光、初始荧光等。 $F_0$  是由 PSII 捕光叶绿素蛋白复合物发出的, 与光合作用的反应无关, 荧光强度保持稳定(张守仁, 1999)。 $F_0$  的大小主要取决于 PSII 天线色素内的最初激子密度、天线色素之间以及天线色素到 PSII 反应中心的激发能传递速率的结构状态, 它与叶绿素浓度有关。

PSII 天线的热耗散增加常导致  $F_0$  的降低,  $F_0$  的增加可能是植物叶片 PSII 反应中心出现可逆的失活或出现不易逆转的破坏, 也可能是植物叶片类囊体膜受到损伤, 而且  $F_0$  增加量越多, 类囊体膜受损程度就越严重, 因此可根据  $F_0$  的变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制(邹琦, 2006)。

由图 5-10 可知, 11 月份到 12 月份, 温州、福安和尤溪绿竹的  $F0$  变化不明显, 而漳州绿竹  $F0$  值发生有所下降, 比 11 月份下降了 28.7%, 说明漳州绿竹叶片 PSII 天线的热耗散有所增加。到 1 月份, 温州、福安、尤溪和漳州绿竹的  $F0$  分别提高了 7.52%、12.3%、15.3% 和 35.8%, 增加幅度: 温州绿竹 < 福安绿竹 < 尤溪绿竹 < 漳州绿竹, 1-2 月, 温州、福安绿竹处于稳定水平, 表明漳州绿竹的 PSII 反应中心受低温影响最大, 尤溪绿竹次之, 温州绿竹最小。

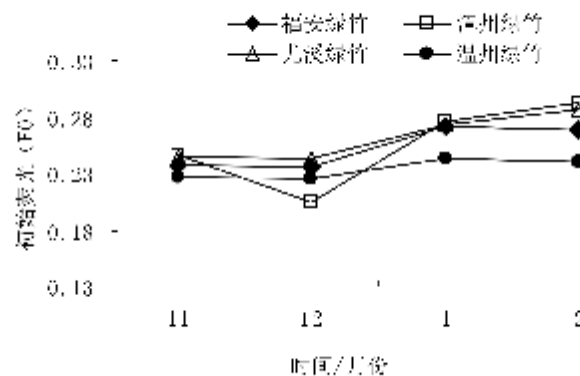


图 5-10 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $F0$  的变化

Fig.5-10 The change of  $F0$  of leaves in four *Dendrocalanopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

#### 5.2.5.2 $Fm$ 、 $Fv$ 的动态变化

$Fm$  (最大荧光产量) 是 PSII 反应中心处于完全关闭时的荧光产量。反映通过 PSII 的电子传递情况,  $Fm$  的大小反映通过 PSII 电子传递的情况, 反映可参与 PSII 光化学反应的光能辐射部分与不参与 PSII 光化学反应的光能辐射部分总和,  $Fm$  大小与 QA 的氧化还原状态有关。  $Fv$  (可变荧光产量) 代表可参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分, 反映了 PS II 原初电子受体 QA 的还原情况, 可作为 PS II 反应中心活性大小的相对指标。

由图 5-11、5-12 可知, 在自然降温下, 温州、福安、尤溪和漳州绿竹的  $Fv$  和  $Fm$  均发生显著变化, 呈现先下降后上升的趋势, 11 月, 4 个地理种源绿竹的  $Fm$  分别为 0.957、0.962、0.945 和 0.914,  $Fv$  值为 0.73、0.717、0.658、0.628; 12 月,  $Fm$  值为 0.602、0.571、0.637 和 0.512,  $Fv$  值为 0.376、0.328、0.401、0.308; 1 月,  $Fm$  值为 0.455、0.422、0.43 和 0.397,  $Fv$  为 0.182、0.149、0.138、0.1。

整体平均水平而言, 漳州绿竹的  $Fm$ 、 $Fv$  值是最小的, 温州绿竹的  $Fm$ 、 $Fv$  值是最大的, 说明温州绿竹受低温条件下,  $Fm$ 、 $Fv$  变化不明显, 受到伤害的程度较小, 而漳州绿竹的受害较大。



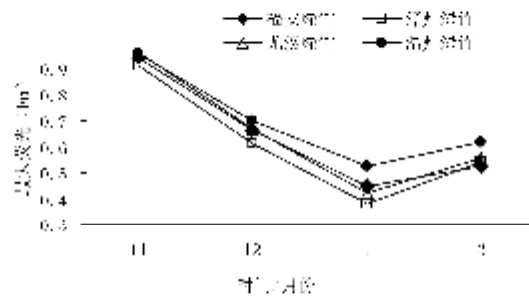


图 5-11 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $F_m$  的变化

Fig.5-11 The change of  $F_m$  of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

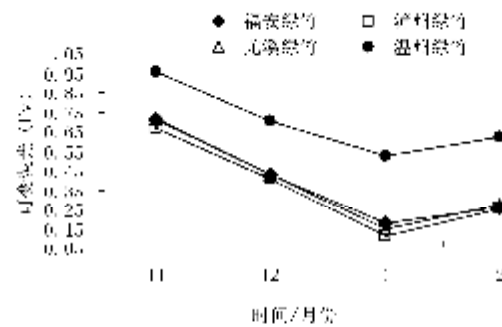


图 5-12 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $F_v$  的变化

Fig.5-12 The change of  $F_v$  of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

### 5.2.5.3 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$ 的动态变化

$F_v/F_0$  通常用于度量 PSII 的潜在活性,与有活性的反应中心数量成正比关系,其变化可以衡量光合机构是否受到损伤。如图 5-13 所示,降温过程中  $F_v/F_0$  呈现出与

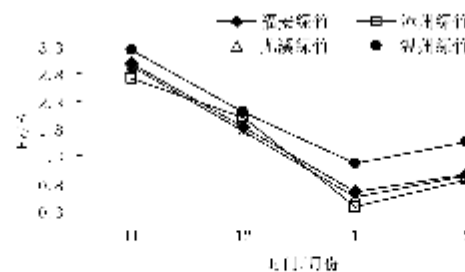


图 5-13 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹  $F_v/F_0$  的变化

Fig.5-13 The change of  $F_v/F_0$  of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

$F_v/F_m$  相似的变化趋势,都表现出与气温变化相一致。11 月,温州、福安、尤溪和漳州绿竹的  $F_v/F_0$  分别为 3.216、2.978、2.927、2.715;至 1 月份分别降低到 1.160、0.654、0.546、0.383,比 11 月份下降了 63.9%、78.1%、81.4%、85.9%,降低幅度:漳州绿竹>尤溪绿竹>福安绿竹>温州绿竹。其中,温州绿竹的  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  一直高于其它绿竹,说明温州绿竹具有较高的 PSII 潜在活性和原初光能转化效率,有活性的反应中心的数量较多。

$F_v/F_m$  (PSII 最大光化学效率)反映 PSII 反应中心内的光能转化效率 (Demming, 1996)。非胁迫条件下  $F_v/F_m$  值在 0.84 左右,在胁迫条件下该参数明显下降。 $F_v/F_m$  值的降低不利于把所捕获的光能充分的转化为生物化学能,不能为碳同化提供更充足的能量,从而不利于光合作用。

由图 5-14 得,温州、福安、尤溪和漳州绿竹的  $F_v/F_m$  变化基本一致,呈现先下降后上升的趋势。到 1 月份分别下降到 0.537、0.396、0.353、0.280,分别比 11 月份下降了 29.1%、47.2%、52.6%、62.1%,降低幅度:漳州绿竹>尤溪绿竹>福安绿竹>温州绿竹。由此表明,4 个地理种源均都受到低温胁迫的影响,以漳州绿竹受害最严重。

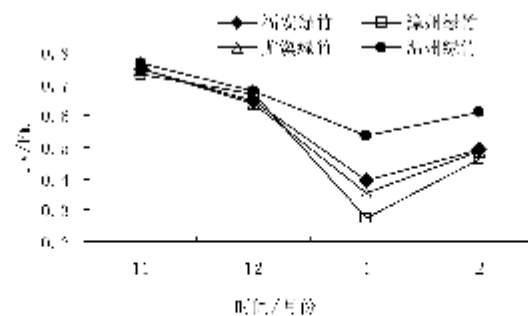


图 5-14 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $F_v/F_m$  的变化

Fig.5-14 The change of  $F_v/F_m$  of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air

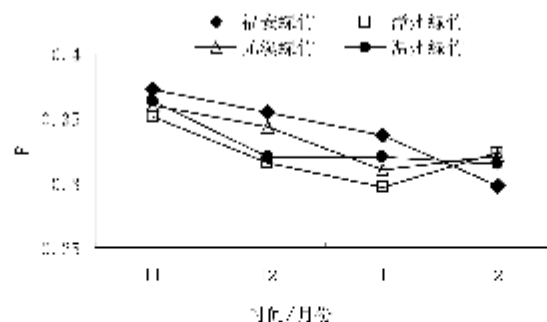


图 5-15 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $F$  的变化

Fig.5-15 The change of  $F$  of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhami* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

#### 5.2.5.4 $F$ 的动态变化

从图 5-15 可以看出,在自然降温条件下,4 个地理种源绿竹叶片相对荧光量子产量值  $F$  表现为下降趋势,分析其因,低温导致光合电子传递效率降低,造成光抑制,绿竹叶片 PSII 反应中心随自然降温而逐渐关闭,光能传递效率逐渐下降,量子产量相应降低,为防止过剩光能导致光合机构光破坏而产生的保护性机制。

#### 5.2.5.5 Yield 的动态变化

Yield (PSII 的实际光化学效率),反映叶片用于光合电子传递的能量占所吸收光能的比例,是 PSII 反应中心部分关闭时的光化学效率,其值大小可以反映 PSII 反应中心的开放程度。常用来表示植物光合作用电子传递的量子产额,可作为植物叶片光合电子传递速率快慢的相对指标。即在光合作用进程中,PSII 每获得一个光量子所能引起的总的光化学反应。Yield 值高则有利于提高光能转化效率,为暗反应的光合碳同化积累更多所需的能量,以促进碳同化的高效运转和有机物的积累(吕芳德,2006)。

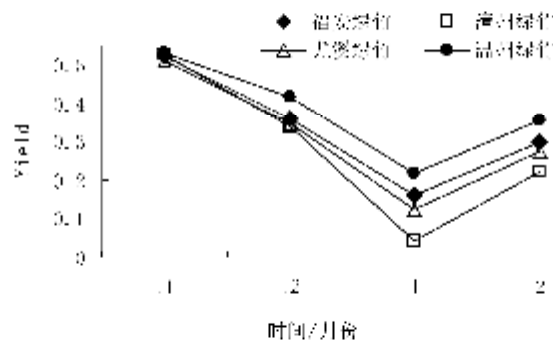


图 5-16 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的 Yield 的变化

Fig.5-16 The change of Yield of leaves in four *Dendrocalamus oldhamii* from different geographical provenances in natural decreasing process of air

从图 5-16 得,4 个地理种源绿竹的 PSII 总光化学量子产量均呈现先降后升的变化趋势。到 1 月,分别降低到 0.218、0.160、0.122 和 0.039,分别比 11 月份降低了 59.1%、69.4%、76.2%和 92.6%。降低幅度:漳州绿竹>尤溪绿竹>福安绿竹>温州绿竹。随着温度回升,到 2 月,各种源表现一定的恢复能力。表明 4 个地理种源绿竹均受到低温影响,以漳州、尤溪绿竹的受害程度较为明显,温州绿竹 Yield 平均值高于其它绿竹,即温州绿竹具有较高光能转化效率,有利于有机物的积累。

#### 5.2.5.6 $qP$ 、 $qN$ 的动态变化

光化学猝灭 ( $qP$ ) 是 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,反映了 PSII 原初电子受体 QA 的还原状态,光化学猝灭系数愈大,QA 重新氧化形成 QA 的量愈大,即 PSII 的电子传递活性愈大(张其德,1997)。 $qP$  同样代表 PSII 反应中心开放部分的比例。在 PSII 反应中心开放比例降低的同时,必然提高叶片 PSII 反

应中心关闭部分的比例,而这些关闭部分的 PSII 反应中心不能进行稳定的电荷电离,因而不能参与光合电子的线性传递,从而不利于光合电子传递的进行。光合电子传递能力的降低,将不利于为光合碳同化提供更充足的能量(ATP)和还原能力(NADPH) (Krause, 1991),从而削弱碳同化环的运转,对于物质的积累起破坏作用。

不同地理种源绿竹  $qP$  值变化如图 5-17,均呈现出先降低后升高的趋势,在 1 月份,温州绿竹和福安绿竹的  $qP$  值下降幅度很小,漳州绿竹  $qP$  值的下降幅度最大,在 1 月份下降到 0.375,比 11 月份下降了 52.4%,到 2 月份,4 个地理种源的绿竹都恢复到最初水平。分析表明,低温胁迫使得绿竹  $qP$  变小,但下降幅度来看,温州绿竹和福安绿竹受到的影响较小,保持一定的电子传递速率,而漳州绿竹变幅最大。

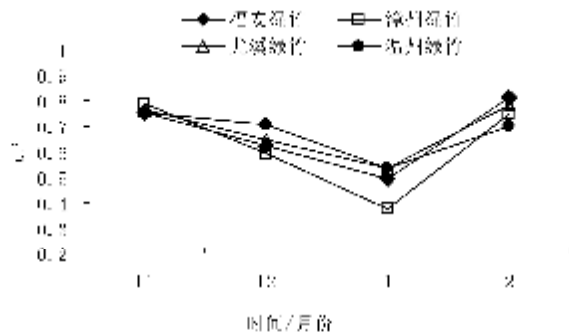


图 5-17 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹  $qP$  变化

Fig.5-17 The change of  $qP$  of leaves in four *Dendrocalamus oldhamii* from different geographical provenances in natural decreasing process of air temperature

非光化学淬灭( $qN$ )反映 PSII 不用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。热耗散可以防御过剩光能的破坏,热耗散的程度可用荧光的非光化学淬灭( $qN$ )来检测 (Demmig,1990)。所有高等植物都有较完善的非光化学淬灭机制,在逆境条件下,通过非辐射性热耗散消耗光捕获蛋白复合物(LHCH 和 LHCI)吸收的过剩光能从而避免对光合器官的损伤(何洁,1986)。 $qN$ 与光合电子传递和光合气体交换无直接关系,仅与 ATP 和 NADPH 的形成、累积及光合膜的状态有关(张国斌,2004)。

如图 5-18 所示,温州、福安、尤溪和漳州绿竹  $qN$  值都有所上升,1 月,温州绿竹、福安绿竹和漳州绿竹上升到最大值,温州绿竹上升的幅度最小,尤溪绿竹次之,漳州绿竹上升的幅度最大。尤溪绿竹在 2 月仍在上升。分析表明,低温胁迫使得  $qN$  的逐渐升高,以漳州、福安绿竹耗散 PSII 反应中心过剩热能的能力最强,由此也表明温州、尤溪绿竹能把捕光色素蛋白复合体所捕获的光能有效地用于进行光合作用。

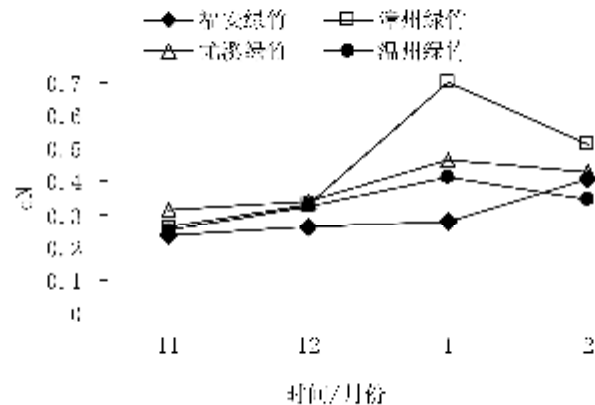


图 5-18 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的 qN 的变化

Fig.5-18 The change of qN of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhamii* from Different Geographical Provenances in natural decreasing process of air temperature

#### 5.2.5.7 $\Phi$ PSII 的动态变化

PSII 电子传递量子产率( $\Phi$ PSII)表示作用光存在时 PSII 的实际光量子效率,是 PSII 功能的指标之一,反映了 PSII 反应中心在环境胁迫中有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,可反映实际的 PSII 反应中心进行光化学反应的效率(许大全, 2002)。

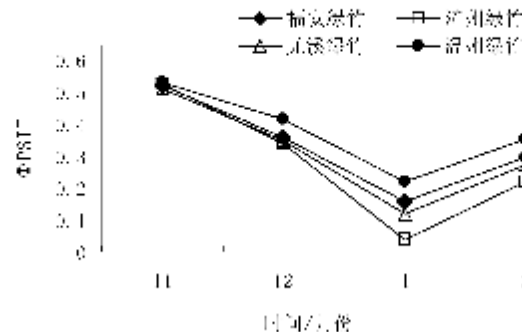


图 5-19 自然降温过程中 4 个地理种源绿竹的  $\Phi$ PSII 的变化

Fig.5-19 The change of  $\Phi$ PSII of leaves in four *Dendrocalamopsis oldhamii* from different geographical provenances in natural decreasing process of air

4 个地理种源  $\Phi$ PSII 变化如图 5-19,  $\Phi$ PSII 变化趋势和气温变化趋势一致, 呈现先降低后升高的趋势, 低温能使叶片光化学效率( $\Phi$ PSII)下降, 导致绿竹光合电子传递过程受抑制和损伤, 光合电子传递速率下降, 光合作用强度减弱。温州绿竹的 PSII 反应中心进行光化学反应的效率受到的影响较小, 抗寒能力最强, 漳州绿竹则相反, 抗寒能力最低。

#### 5.2.6 越冬生理的综合评定

植物受到逆境胁迫后,其生理变化是错综复杂的,并受多种因素的综合影响,因此不能仅用某一指标来反映这一复杂的生理过程。因此综合评价在低温胁迫下,4个地理种源绿竹生理生化反应,采用模糊数学中隶属函数的方法,将叶片的SOD、POD、可溶性蛋白、可溶性糖、叶绿素和荧光参数等指标测定值进行隶属函数值计算加权平均值。用于分析的隶属函数值( $X_1$ ,  $X_2$ )计算方程为:

$$X_1 = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (\text{式 } 5-8)$$

$$X_2 = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (\text{式 } 5-9)$$

其中, $X$ 为各测定绿竹某一指标的测定值; $X_{\max}$ 为所有测定的各地理种源绿竹此指标的最大值; $X_{\min}$ 为所有测定各地理种源绿竹此指标的最小值。

若所测指标与植物的抗寒能力呈正相关,采用(5-8)式计算隶属值,反之则用(5-9)式。累加不同地理种源各指标的具体隶属值并求算平均值,平均值越大则抗寒性越强。

计算结果见表5-4,温州绿竹隶属度最大(0.647),依次为福安(0.545)、尤溪(0.501)和漳州(0.424)绿竹,即在低温胁迫下,不同地理种源抗寒能力:温州绿竹>福安绿竹>尤溪绿竹>漳州绿竹。

表 5-4 各指标模糊隶属度平均值及抗寒性综合性评价

Tab.5-4 The blur subjection even of all indexes and comprehensive evaluation of the cold-resistance

地理种源 指标	温州绿竹	尤溪绿竹	漳州绿竹	福安绿竹	平均值
POD	0.563	0.364	0.176	0.371	0.364
SOD	0.644	0.492	0.434	0.607	0.492
可溶性糖	0.479	0.538	0.543	0.536	0.538
可溶性蛋白	0.648	0.657	0.563	0.484	0.61
叶绿素 a	0.644	0.329	0.251	0.504	0.361
叶绿素 b	0.685	0.315	0.206	0.492	0.338
叶绿素总含量	0.695	0.345	0.254	0.532	0.377
Fo	0.656	0.341	0.423	0.438	0.401
Fm	0.548	0.467	0.397	0.456	0.44
Fv	0.577	0.458	0.404	0.461	0.441
Fv/Fo	0.575	0.41	0.391	0.432	0.412
Fv/Fm	0.761	0.574	0.529	0.603	0.569
F	0.567	0.513	0.67	0.42	0.467
Yield	0.693	0.557	0.492	0.597	0.549
qP	0.685	0.704	0.573	0.676	0.651
qN	0.795	0.674	0.54	0.873	0.696
ΦPSII	0.693	0.557	0.492	0.597	0.549
综合得分	0.647	0.501	0.424	0.545	
位次	1	3	4	2	



## 5.3 小结

### 5.3.1 保护酶活性的地理差异

在越冬过程中,温州、福安、尤溪和漳州绿竹的 SOD 活性均呈逐渐增加的趋势, SOD 活性增强, 与其抗寒性增强相一致; POD 酶的活性也发生显著变化, 呈现先升高再降低的变化趋势。在相同环境中, 温州、福安绿竹的 SOD、POD 活性都强于尤溪、漳州绿竹, 却在遭受自由基攻击破坏时, 耐性强的地理种源其体内自保系统的各成员对自由基的消除能力强于耐性弱的, 表现在酶类物质的活性及小分子物质还原性物质的含量较高, 这与前 2 者长期适生地的气候环境密切相关, 相对于尤溪、漳州绿竹, 前 2 者处于分布区域的北部与东部, 所处地理纬度更低, 年平均气温与 1 月均温都较低。整体平均水平而言, 温州、福安绿竹 SOD 提高的幅度最大, 漳州绿竹提高的最小; 温州绿竹的 POD 活性最高, 福安、尤溪绿竹处于中间水平, 漳州绿竹的 POD 活性最低。

### 5.3.2 渗透调节物质含量的地理差异

低温胁迫下蛋白质含量呈现无明显规律性的变化, 可能因时间、温度、含水量、成熟期、营养状况的不同而表现各异。简令成(1999)对小麦的抗寒性研究中指出, 蛋白质含量的增加, 不仅关系到植物抗寒性的发展, 还与植物的生长发育有关。低温胁迫期间可溶性蛋白含量变化, 同时还可能发生质的变化, 合成新的蛋白质。因此, 绿竹在越冬过程中, 温州、福安绿竹可溶性蛋白质含量随气温变化, 呈现先升后降, 再上升的变化趋势, 而尤溪和漳州绿竹呈先下降后上升趋势。11 月, 4 个地理种源处抗寒锻炼开始阶段, 可溶性蛋白含量无明显差异, 到 1 月, 随着低温胁迫的加强, 蛋白质分解加速, 合成减少, 蛋白质含量迅速下降, 与蛋白质合成酶的钝化和能源(ATP)的减少可能有关。

可溶性糖是冷害和冻害条件下细胞内的保护物质, 低温锻炼下, 其含量与多数植物的抗寒性成正相关, 但也有植物的可溶性糖含量与其抗寒性无关, 如在甘蔗茎秆和红薯块根。本研究表明, 越冬过程中, 温州、福安、尤溪和漳州绿竹叶片可溶性糖含量都呈上升趋势, 到 1 月分别达到最大值, 增加幅度依次为温州、福安、尤溪、漳州。在 Olien 等(1993)的大麦(*Hordeum vulgare* L.)、黑麦草(*Secale cereale* L.)和小麦(*Triticum aestivum* L.)根中的研究中有相近结果。叶片可溶性糖含量增加是绿竹对低温环境的一种保护反应, 主要是因为低温可以诱导水解酶活性, 使细胞内淀粉加速分解成可溶性糖, 当细胞内可溶性糖含量增加后, 细胞液浓度相应得到提高, 从而细胞内冰点温度开始下降, 植物体抗寒能力相应得到增加。研究认为抗寒性强的植株, 可溶性糖含量增加幅度要大。

### 5.3.3 叶绿素含量的地理变异

叶绿素是光合作用的一个重要因子。大量研究证明, 植物体中叶绿素含量的多少直接影响其光合能力的强弱, 而光合能力的强弱与植物的抗寒性紧密相关。叶绿素

绿体的超微结构,使叶绿素降解,影响叶绿素的含量与组分,还能使与光合有关的酶失活,从而影响光合速率。因此,在引进绿竹的时候,不仅要考虑到各个地理种源绿竹的生理生化方面的因素,同样也要把叶绿素含量的高低作为参考。

随着自然降温的变化,4个绿竹地理种源叶绿素含量呈现先下降后上升的趋势,温州、福安、尤溪绿竹的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量的最低值均出现在1月份,而漳州绿竹的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素总量在12月份就达到最低值。温州绿竹的叶绿素含量最高,即说明温州绿竹具有相对较强的抗寒能力。

#### 5.3.4 叶绿素荧光参数的地理变异

叶绿素荧光信号包含了十分丰富的光合作用信息,其特性极易随着外界环境条件的变化而变化,可以快速、灵敏和无损伤地研究和探测完整植株在胁迫下光合作用的真实行为(冯建灿,2002)。

逆境胁迫导致叶片 $F_0$ 上升,PSII反应中心失活是 $F_0$ 上升的原因。PSII反应中心失活分为PSII反应中心可逆失活和PSII反应中心遭到破坏两种情况。在绿竹越冬过程中,4个地理种源叶片 $F_0$ 有所升高,以温州绿竹上升幅度最小,福安绿竹和尤溪绿竹次之,漳州绿竹上升幅度最大,分析表明,温州绿竹和福安绿竹的PSII反应中心失活可能是可逆失活,漳州绿竹和尤溪绿竹的PSII反应中心可能既有可逆失活,又有部分被破坏。

此外,越冬过程中,温州、福安、尤溪和漳州绿竹的 $F_v$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$ 、Yield以及 $\Phi PSII$ 均发生显著变化,呈现先下降后上升的趋势,降低幅度依次为漳州绿竹>尤溪绿竹>福安绿竹>温州绿竹,分析表明温度降低使PSII潜在活性和原初光能转化效率受到抑制,光合电子传递过程受抑制和损伤,光合电子传递速率下降,光合作用强度减弱。根据下降幅度这一指标分析,温州绿竹的PSII反应中心进行光化学反应的效率受到的影响较小,抗寒能力最强,漳州绿竹受到的影响最大,抗寒能力最低。其中, $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$ 值逐渐降低表明绿竹地理种源的原初光能转换效率和光合潜能逐渐降低,以漳州绿竹的 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$ 下降幅度最大,温州绿竹下降的最小,表明温州绿竹的受害程度最小,而漳州绿竹受害最大。

自然降低的过程中绿竹叶片由于 $CO_2$ 同化能力的下降,造成对叶绿体中ATP和NADPH的需求减少,从而可能导致对PSII的一个反馈氧化还原作用;另一方面,PSII的原初光化学反应通过下调光合电子传递来匹配碳代谢对ATP和NADPH需求的减少,表现在 $qP$ 的下降。不同地理种源绿竹的 $qP$ 值呈现出先降低后升高的趋势,即低温胁迫下QA的重新氧化能力减弱,证明从PSII氧化侧向PSII反应中心的电子流动受到抑制,PSII反应中心关闭部分比例的增加,导致电子传递能力的不断下降,从而抑制更多的ATP和NADPH的形成,使绿竹光合碳同化能力受到影响,而 $qN$ 值有所上升,说明温州绿竹和尤溪绿竹能把捕光色素蛋白复合体所捕获的光能有效地用于进行光合作用。此外,低温使得荧光产量显著降低,荧光参数光化学效率( $\Phi PSII$ )也

下降,表明低温胁迫使绿竹叶片光系统(PS)活性中心受损,光合电子传递速率下降,光合作用强度减弱。

研究表明利用体内叶绿荧光为天然探针,研究和探测低温条件下绿竹的光合生理状态及外界因子对其影响是可行的,其测定方法快速、灵敏、无损伤,是现行检测低温检测方法中最优越、最实用性的。

#### 5.3.5 绿竹的越冬能力的综合评价

采用模糊数学中隶属函数的方法,将各测定参数值进行加权比较,绿竹的越冬能力从强到弱依次:温州、福安、尤溪、漳州,其中温州绿竹的隶属度值远大于其他地理种源的绿竹,即位于绿竹分布区北缘的温州,绿竹在长期适应过程中表现出较强的抵抗低温的能力。

综上所述,将不同地理起源的绿竹材料集中栽培后测定其机体反应机制,排除了不同环境条件对植株可能产生的影响,通过各测定参数值分析表明,不同地理来源(地理种源)的绿竹在长期适生环境的影响下,其生理生化特性产生与之相应的变化,这种影响使得绿竹能够获得稳定的,可重复的生理变异,因此从生理水平上进一步表现绿竹资源存在着可遗传生理差异,具有遗传多样性。

## 6 绿竹地理种源的评价与选择研究

常规林木育种最重要的途径,一是利用树种现有的自然遗传变异,二是利用育种手段创造遗传变异。就竹类植物而言,竹林的产量、质量、笋的产量与品味、有效成分的含量等特性都存在明显的差异(陈存及,2001),因此通过地理种源试验不仅可为研究和选种的遗传变异及其与生存环境互作关系提供理论参考,而且为该竹种的造林地区选择出优良的种源,提高种源选择的准确性。

绿竹在福建、浙江省的栽培历史悠久,栽培面积较大,栽培技术也最好,长期处于不同的生态地理环境下,栽培性状产生不同的差异,鉴于目前绿竹的良种选育研究甚少,开展在绿竹主产区的地理种源试验及其遗传差异的分析,具有十分重要的意义。通过对绿竹表型、品质、生理的遗传分析,绿竹资源存在多样性,因此,本部分收集福建、浙江2省主产区或名产区具有代表性的绿竹地理种源在福建漳州、福安开展地理种源试验研究,分析绿竹地理种源的遗传变异和环境变异的关系,阐明其的变异规律,研究结果可为确定不同地理种源在一定地区(生境)中的适应能力和生产能力提供科学依据,同时初步选择出生长量较高,适应性较好的绿竹优良地理种源、单丛,为绿竹的引种调拨及良种推广奠定基础,同时对绿竹种质创新也具有重要意义。

### 6.1 地理种源与试验地概况

#### 6.1.1 绿竹种质资源收集

在绿竹产地调查的基础上,实地踏查与询问其栽培历史,选择以当地起源,至少栽培年限在50a以上的绿竹群体为当地的地理种源,该地理种源即能够反映出分布区域的特点,又具有相对稳定的性状。本研究中绿竹地理种源试验的母竹分别来源绿竹主产区——福建省主产区(东、南、西部)或名产区等县(市),浙江省主产区(南部)的绿竹,各地地理种源的自然地理概况如下:

##### (1) 福安(D1)

位于北纬 $26^{\circ}41' \sim 27^{\circ}24'$ ,东经 $119^{\circ}23' \sim 119^{\circ}52'$ 之间,海拔高20~150m,砂质壤土、红壤。中亚热带季风气候,年均温 $19.3^{\circ}\text{C}$ ,年降雨量1600mm,无霜期285d。原产地白沙村,其种源地的竹林生长良好,平均胸径3.2cm,平均竹高5.6m,平均丛株数7株,无病虫害。

##### (2) 永春(D2)

位于北纬 $25^{\circ}21'$ ,东经 $118^{\circ}18'$ ,海拔高160m,红壤。南亚热带季风气候,年均温 $20.6^{\circ}\text{C}$ ,年降雨量1717mm,无霜期342d。原产地太原村,其种源地的竹林生长良好,平均胸径2.9cm,平均竹高4.5m,平均丛株数4.5株,无病虫害。

##### (3) 漳州(D3)

位于北纬 $24^{\circ}21'$ ,东经 $117^{\circ}38'$ ,海拔高200m,红壤。南亚热带季风气候,原产

地程溪镇，年均温 21℃，年降雨量 1371.3mm，全年无霜。其种源地竹林生长良好，平均胸径 3.1cm，平均竹高 5.7m，平均丛株数 3.5 株，无病虫害。

#### (4) 永安 (D4)

位于北纬 25°50′，东经 116°56′，海拔高 150m，红壤。中亚热带季风气候，受山地气候影响明显，；原产地大湖镇，年均温 16.8℃，年降雨量 1490~2050mm，无霜期 250~302d，其种源地的竹林生长良好，平均胸径 3.05cm，平均竹高 5.5m，平均丛株数 5 株，无病虫害。

#### (5) 永泰 (D5)

位于北纬 25°51′，东经 118°39′，海拔高 100m，红壤。中亚热带季风气候，年均温 17℃，年降雨量 1635mm，无霜期 281d。原产地芦芝村，其种源地的竹林生长良好，平均胸径 3.1cm，平均竹高 5.55m，平均丛株数 6 株，无病虫害。

#### (6) 漳平 (D6)

位于北纬 24°56′，东经 117°33′，海拔高 100m，红壤。中、南亚热带季风气候，受山地气候影响明显，年均温 17.8℃，年降雨量 1500~1950mm，无霜期 291d。其种源地竹林生长良好，平均胸径 2.6cm，平均竹高 4.95m，平均丛株数 4 株，无病虫害。

#### (7) 龙岩 (D7)

位于北纬 25°08′，东经 117°06′，海拔高 100m，红壤。南亚热带季风气候，受山地气候影响明显，年均温 18.8℃，年降雨量 1450~2100mm，无霜期 305d，原产地城厢区，其种源地竹林生长良好，平均胸径 3.0cm，平均竹高 5.3m，平均丛株数 4 株，无病虫害。

#### (8) 南靖 (D8)

位于北纬 24°33′，东经 117°25′，海拔高 800m 和 100m 的地方，红壤。南亚热带季风气候，年均温 20.8℃，年降雨量 1703mm，原产地船场镇，其种源地竹林生长良好，平均胸径 3.3~3.5m，平均竹高 5.6~6.0m，平均丛株数 5 株，无病虫害。

#### (9) 尤溪 (D9)

位于北纬 25°50′-26°26′，东经 117°48′-118°39′，属亚热带大陆性和海洋性兼有东南季风气候，原产地梅仙镇，海拔 100m，年均温 18.9℃，年降雨量 1602mm，>10℃年积温为 4482.7~5974.6℃，山地红壤，无霜期 299d。

#### (10) 瑞安 1 (D10)

位于北纬 27°47′，东经 120°37′，地处浙江南部，东临东海，属亚热带季风气候区，原产地平阳麻步镇沿口村。海拔 40-300m，属于低山丘陵区。年平均温 17.9℃，极端最低温-7.0℃，极端最高温 39.5℃，4-9 月降水量占全年雨量的 77.9%，相对湿度 79%-87%。

#### (11) 瑞安 2 (D11)

基本情况同瑞安种源 1，原产地瑞安龙湖镇上龙村。



## (12) 苍南 1 (D12)

位于北纬 27°30′，东经 120°23′地处浙江南部，属中亚热带海洋性季风气候，原产地苍南凤池镇大坡村，海拔 80m，年平均温 17.9℃，极端最低温-7.0℃，极端最高温 39.0℃，年降雨量 1768.9mm 砂壤土。

## (13) 苍南 2 (D13)

基本情况同苍南种源 1，原产地苍南官溪镇陶湖村。

## 6.1.2 地理种源试验地概况

绿竹地理种源试验林建立在绿竹主产区：2 个具有代表性的营造地——福建省漳州市、福安市，各营造地均具有较好的栽培技术与较长的栽培历史，试验点的基本情况见表 6-1、6-2。

表 6-1 试验点概况

Tab.6-1 The situation of trial sites

试验点	气候类型	纬度(N) 经度(E)	海拔(m)	均温(℃)	年降水量(mm)	≥10℃年 积温 (℃)	极端最 低温 (℃)	无霜期 (d)
漳州	南亚热带 气候	24°20'N 117°10'E	150	21	1371.9	7662	-3.0	328
福安	中亚热带 海洋性季 风气候	27°6'N 119°40'E	100	19.3	2050	6219	-5.0	285

表 6-2 试验点土壤肥力概况

Tab. 6-2 The soil fertility of trail sites

土样	全氮 (%)	全磷 (%)	全钾 (%)	水解氮 (mg/kg)	有效磷 (mg/kg)	速效钾 (mg/kg)	有机质 (%)	pH值	质地
漳州0-20	0.080	0.055	0.507	26.46	28.21	30.00	1.866	5.65	粘壤土
漳州20-40	0.085	0.062	0.492	35.71	48.16	21.73	2.074	5.60	砂质粘壤土
漳州40-60	0.071	0.066	0.533	21.27	22.95	18.24	1.851	5.35	砂质粘土
福安0-20	0.092	0.041	1.139	33.07	4.19	78.02	1.909	5.70	粘土
福安20-40	0.065	0.042	1.367	15.96	1.59	47.74	1.130	5.30	粘土
福安40-60	0.065	0.035	1.242	19.28	2.61	27.77	1.169	5.35	粘土

漳州试验点地处南亚热带，倚山傍海，水热资源丰富，植物新陈代谢迅速，长期以来形成了典型的南亚热带植被群落。试验地在引种绿竹前为旧茶园，植被繁茂，草



本灌木发达,植物种类较多,大多为多年生草本、灌木。地被物主要为五节芒、芒萁、桃金娘、车桑子等阳性植物,尚没有阳性乔木幼苗出现。福安试验点地处中亚热带海洋性季风型气候带,光照充足,雨量充沛,在绿竹产区的白沙村低山丘陵地及河流两边的冲积地,海拔 300m 以下,栽前为茶园地,栽植采用多年生茶园间种绿竹的经营方式,以耕代抚。

## 6.2 材料与方法

### 6.2.1 试验材料与设计

#### 6.2.1.1 材料来源

1998 年 3 月、2007 年 3 月分别在漳州、福安营造地理种源试验地,绿竹地理种源包括:D1、D2、D3、D4、D5、D6、D7、D8、D9 等地。根据植物分布区及遗传多样性的取样策略,各地理种源之间的距离在 100km 以上,取样竹丛距离 30-50m,各地理种源母竹质量要求统一标准(陈存及,1999),一般为生长健壮的一年生竹,胸径大小相近,生长状况基本一致,无病虫害,无物理损伤。

#### 6.2.1.2 试验设计与竹林管理

绿竹造林试验林采用完全随机区组(RCB)设计,把试验区划分成若干区内部环境一致的地块(区组),每一区组内都安排所有处理的一次重复。区组数=重复数,不同种源在区组内排列是完全随机的,设 5 次重复,以减少环境因子带来的影响(陈存及,1999)。漳州点属山坡地造林,每个重复竖排 9 条横行(沿等高线),每横行定植 7 个穴,竖排 1 至 9 行为种源号代码,随机抽取排列;横行 6-1 个穴采取随机抽取种植竹苗。福安点为茶园地,属平地造林,其造林区内环境较为一致,采取块状造林,每一区组为一个种源号,区组间种植保护行分隔。

种植方式为母竹移栽法,漳州点 1998 年春采用水平带状整地造林,每试验地造林面积 2hm<sup>2</sup>,挖穴规格为 80×60×60cm,株行距 4×4m,品字形配置。福安点 2007 年春采用块状整地造林,挖穴规格为 50×40×50cm,株行距 3×4m,品字形配置,试验母竹林均按绿竹丰产培育技术标准实行集约经营管理。

### 6.2.2 调查内容

#### 6.2.2.1 生长特性调查

##### (1) 幼林期竹林生长调查

1) 造林成活及发笋调查 造林当年(1998 年、2007 年)调查每个地理种源各小区死亡株数、感病株数及当年发笋情况。

2) 幼林出笋生长调查 1999 年、2000 年、2001 年对漳州试验点调查各地理种源单位面积(hm<sup>2</sup>)出笋数、平均笋重、笋的病虫害观测等出笋情况;调查每个种源新竹胸径、竹高、标准枝长、枝盘数、成竹数、单位面积总叶面积、单位面积生物量

等性状指标。

#### (2) 成林期竹林生长调查

2003 年-2005 年对漳州试验点竹林生长调查,各地理种源的笋产量、出笋数、竹高、胸径;包括每年新竹的胸径、竹高、新竹数、枝下高等生长指标。

(3) 出笋物候观察:调查绿竹开始出笋时间至出笋终止时间,出笋个数、笋高度、笋地径,以及退笋成竹情况,幼笋成竹生长规律,竹秆生长、抽枝发叶过程。

数据分析:回归分析出笋个数及带壳笋的每个笋鲜重、笋地径、笋高度等相关关系,采用 Logistic 方程拟合幼竹高生长曲线,反映绿竹笋幼竹生长动态变化。

#### 6.2.2.2 叶片生理特性测定

2000 年至 2002 年连续 3 年在每年选择 5 个不同时间段前后(4 月 26 日、6 月 5 日、7 月 30 日、10 月 5 日、12 月 5 日)进行叶片生理分析,分析样品选取新生、中上部向阳面的功能叶。

(1) 叶绿素含量测定:采用酒精、丙酮混合液法测定。

(2) 叶面积测定:采用美国生产的 Li-3000 叶面积仪测定。调查不同地理种源标准竹的胸径、竹高、枝盘数,求算叶面积指数与单株叶面积。

(3) 光合特性:采用北京北分麦哈克分析仪器有限公司生产的 GXII-305 便携式 CO<sub>2</sub> 分析仪测定离体枝条的净光合速率,用黑布遮光测定暗呼吸速率。通过用碱石灰把 CO<sub>2</sub> 吸收,测定叶片放出的 CO<sub>2</sub> 浓度,计算光呼吸速率。

#### 6.2.2.3 稳定性调查

稳定系数的测定:参照 Allard (1960) 提出的 (刘桂书,1991)。

$$r_i = \frac{\sum (x_{ij} - \bar{x}_i)(\bar{x}_j - \bar{x}_i)}{\sqrt{\sum (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 \sum (\bar{x}_j - \bar{x}_i)^2}} \quad (\text{式 6-1})$$

$x_{ij}$ —不同年份不同种源的产量,  $\bar{x}_i$ —某种源不同年份产量平均值,

$\bar{x}_j$ —某年份不同种源产量平均值,  $\bar{x}$ —不同年份不同种源产量平均值

变动系数  $CV = \frac{S}{\bar{x}} \cdot 100\%$

#### 6.2.2.4 遗传参数的估算

遗传参数的估算参考孔繁浩 (1985)、Namkoong (1981) 的模式:

(1) 广义遗传力(重复力):

广义遗传力(重复力)的大小不仅表明林木性状受特殊环境影响的大小和其稳定性的高低,而且可确定对某一性状进行多次观测时要获得准确信息所应该有的观测次数。绿竹地理种源试验林采用母竹造林,通过无性繁殖方法,育成基因型相同的无性系,属于同一世代,因此,无性系广义遗传力即为重复力。重复力的估算方法目前基本上采用方差分析表法估算期望均方及其组成,然后依据下式估算重复力:

$$Rc = \frac{\delta_b^2}{\delta_b^2 + \frac{\delta_w^2}{n}}$$

种源重复力: (式 6-2)

$$R_i = \frac{\delta_b^2}{\delta_b^2 + \delta_w^2}$$

个体重复力: (式 6-3)

式中,  $\delta_b^2$ —组间方差;  $\delta_w^2$ —组内方差; n 为组内重复数。

$$\text{遗传力: } h^2 = 1 - \frac{1}{F}$$

(式 6-4)

(2) 遗传增益:

在选择育种中, 要提高选择效果, 必须测定选择所带来的效应值, 该效应值一般

$$\Delta G = \frac{R}{\bar{X}_p} = \frac{h^2 S}{\bar{X}_p} = \frac{ih^2 \sigma_p}{\bar{X}_p}$$

用遗传增益 AG 来表示,  $AG = R/\bar{X}_p$ , 即 (式 6-5)

其中,  $\Delta G$ —遗传增益;  $R$ —选择响应;  $\bar{X}_p$ —种源性状平均值;  $h^2$ —种源遗传力;  $i$

为选择强度;  $\sigma_p$  为性状表型标准差。

(3) 现实增益:

$$G_{\text{实}} = \frac{x_i - x_p}{x_{\mu}}$$

(式 6-6)

### 6.2.3 研究方法

将观测数据按年度分性状汇总, 分析前将性状数据先经过平方根转化, 成活率、保存率先经过反正弦转化后进行统计分析。然后作主要生长性状的方差分析, 估测遗传、环境及表型方差及广义遗传力, 遗传增益等参数值; 作竹高、胸径及出笋量、出笋数的逐年年度相关、稳定性分析, 分析各性状间表型相关。

#### 6.2.3.1 采用 RCB 设计的方差及协方差分析

表 5-3 方差及协方差分析表  
Tab.5-3 covariance and variance analysis

变异来源	自由度	均方	期望均方	协均方	期望协均方组成
区组	r-1				
种源	f-1	V1	$\sigma_e^2 + r\sigma_g^2$	$W_1$	$\text{Cov}_{gij} + r\text{cov}_{gij}$
随机误差	(f-1)(r-1)	V2	$\sigma_e^2$	$W_2$	$\text{Cov}_{si}$
总遗传方差 $\sigma_g^2$			$(V_1 - V_2)/r$	遗传协方差 $\text{Cov}_{gij}$	$(W_1 - W_2)/r$

单点 RCB 设计的线性模式:

$$P_{ij} = \mu + F_i + B_j + E_{ij}$$

(式 6-7)

多点方差分析的线性模式:

$$P_{ijk} = \mu + F_i + S_j + (FS)_{ij} + B_k(j) + E_{ijk} \quad (\text{式 } 6-8)$$

式中,  $\mu$ =总体平均数,  $F_i$ =种源的基因型效应值,  $B_j$ =区组效应,  $E_{ijk}$ =随机误差,  $S_j$ =区组效应,  $(FS)_{ij}$ =种源 $\times$ 地点效应

### 6.2.3.2 数据的收集与统计

根据历年对漳州试验点 9 个绿竹地理种源试验林的调查、测定的数据进行统计分析, 包括了各种源的生长量、适应性、营养成分、产量指标等的遗传相关性状, 在性状间方差、相关分析的基础上, 对绿竹各性状的调查数据进行全面的综合分析评价, 应用 Excel 操作软件和 DPS 数据处理系统进行相关分析。

## 6.3 结果与分析

### 6.3.1 生长性状的变异分析

由于绿竹地理种源的生长习性不同, 在相同营造地表现出生长的性状指标有着明显的差异, 为了比较验证不同地理种源生长性状间的遗传差异以及对不同年份环境条件的适应性与稳定性, 对漳州试验林的幼林期、成林期各地理种源分别进行连续 3 年的生长调查与分析。

#### 6.3.1.1 造林成活率及当年出笋的差异分析

造林成活保存率的高低是衡量不同种源适应性强弱的重要指标之一。研究表明, 造林成活率能够反映出不同地理种源的绿竹对当地环境的适应程度, 一般地, 移栽的种源能够成活, 是适应性最根本的表现, 而成活后能否顺利生长甚至完成生殖, 则是适应性在较高层次的体现。本研究根据试验设计, 1998 年-1999 年完成漳州试验点造林, 供试地理种源 9 个, 包括福安、永春、漳州等福建种源, 各种源造林 60 株; 2007 年完成福安点造林, 供试地理种源 13 个, 包括福建、浙江两省种源, 各种源造林 50 株, 造林第二年调查出笋成活情况并统计 (表 6-4)。

(1) 绿竹地理种源在 2 试验点上的造林成活率差异幅度较大。由表 6-4 可知, 福安、漳州试点造林种源平均成活率分别为 69.9%、87.4%, 各种源当年平均出笋率为 99.2%与 97.9%; 当年平均发笋为 2.5 个/丛与 2.6 个/丛。D1 (福安)、D2 (永春)、D3 (漳州) 种源在漳州点试验地的造林效果均表现较好, D1、D9 (尤溪) 种源在 2 试验点表现均良好。但 D3、D7 (龙岩)、D8 (南靖) 在福安点的成活率低于 60%, 其对环境适应性有待后期的调查分析。

(2) 由于 2 试点立地气候条件、经营管理方式及造林时间不同, 分别单点方差分析, 福安点、漳州点种源间造林成活率均达到显著水平。其中, 漳州点为  $F=3.25 > F_{0.05}(8,26)=2.51$ , 以 D1、D2、D3、D6、D9 种源表现较好, 成活率 88%以上。福安点为  $F=3.28 > F_{0.05}(9,29)=2.39$ , 以 D1、D4、D9、D10 的成活率达 83%以上。

表 6-4 地理种源试验林造林成活率及当年发笋情况

Tab.6-4 Survive rate of afforestation and status of bamboo shoot in geographical provenances site

编号	种源地	福安点			漳州点		
		成活率 (%)	出笋率 (%)	平均发笋 (个/丛)	成活率(变异 幅度)(%)	平均成活率 (%)	出笋率 (%)
D1	福安	95.7	100	3.3	85.7-100	96.7	100
D2	永春	-	-	-	71.4-100	91.7	100
D3	漳州	56.7	96	2.1	57.1-100	93.3	98.3
D4	永安	87.8	100	3.0	75-91.7	86.7	95
D5	永泰	-	-	-	57.1-96.7	80.0	95
D6	漳平	-	-	-	42.8-96.7	88.3	93.3
D7	龙岩	45.7	98	2.0	57.1-100	75.0	100
D8	南靖	35.7	98	1.8	71.4-100	86.7	100
D9	尤溪	92.9	100	2.6	42.8-100	88.3	100
D10	瑞安 1	83.8	100	3.1			
D11	瑞安 2	62.1	100	2.2			
D12	苍南 1	61.4	100	2.1			
D13	苍南 2	77.4	100	2.3			

(3) 在福安存活率大小的顺序为 D1、D9、D4、D10、D13、D11、D12、D3、D7、D8；在漳州的顺序为 D1、D3、D2、D6、D9、D4、D8、D5、D7。该顺序从一方面反映了各地地理种源对 2 试验点的适应程度有所不同。

此外，各地地理种源感病株数均很少，漳州点在每个种源小区发病株一般只有 1~2 株，甚至没有，福安点尚未见病株，说明在造林初期各种源的抗病能力均较好。各种源在 2 试验地冻害较轻，漳州点无明显冻害，福安点造林第二年（2008 年）发生部分叶片冻害，已与当年结合造林补植完成受冻竹的砍伐清理工作。

### 6.3.1.2 不同地理种源的出笋物候期特性的差异

#### (1) 出笋物候期分析

不同出笋物候期是反映种源间差异的主要指标之一。自 2004 年 5 月起对各地理种源绿竹出笋物候期进行观测（表 6-5），采用最优分割法（Fisher 法）进行有序样本的聚类分析，定量地划分各种源出笋期，将各种源每 3-4d 的出笋量构成一套有序样本，每一样本是一个二维向量，记为  $X=(x_1, x_2, \dots, x_{23})$ ，共得 23 个样本。将样本求算直径与最小极差函数，寻找两个最优分割点，分成 3 类，即第一、二、三类，分别为出笋初期、盛期、末期。

调查结果表明，不同地理种源的绿竹出笋期从 5 月中上旬到 10 月中下旬终止，出笋盛期在 7 月中旬到 8 月中下旬之间，8 月下旬至 9 月上旬进入末期，但各地理种源之间差异不明显。少数地理种源的物候期稍早，一般提早 10 天左右，如 D3、D4、D5 号种源等。出笋较早的种源，笋结束期也提前，一般在 10 月上旬出笋结束，而有

些地理种源如 D2 可以持续到 10 月下旬或 11 月仍有出笋。

由表 6-5 可知, 初期出笋率最高为 D5、D9 种源, 分别为 9.3%与 8.7%, 即 2 个种源在引种南移过程中, 由于引种地气温相对原产地增高, 初期出笋量有所增加; 出笋盛期以 D1、D4 种源的比率最高, 在 70%以上, 这可能与引种地温度以及地理种源自身遗传特性有关; 中部种源如 D2 在南移过程中, 出笋率与西部、南部种源 D8、D7 差异不明显, 表明其也能较好适应引种地气候条件; D3 种源的出笋量分布较分散, 分别为 6.4%、54.3%、39.4%, 说明其在原产地表现出稳定的出笋性能。

表 6-5 绿竹地理种源出笋期划分  
Tab.6-5 The period of time of bamboo shoot

种源号 出笋期	D1	D4	D2	D8	D9	D3	D5	D6	D7
初 时间	5.20-6.25	5.20-6.30	5.20-7.12	5.20-7.12	5.20-7.12	5.20-7.12	5.20-7.12	5.20-7.9	5.20-7.12
期 出笋率%	7.5	6.0	4.0	4.2	8.7	6.4	9.3	6.7	7.5
盛 时间	6.26-8.24	7.1-8.31	7.13-8.30	7.13-9.4	7.13-9.4	7.13-8.24	7.13-8.31	7.13-8.31	7.13-9.5
期 出笋率%	73.1	70.1	67.7	67.7	62.2	54.3	57.7	63.3	69.8
末 时间	8.25-10.15	9.1-10.15	9.1-10.15	9.5-10.15	9.5-10.15	8.25-10.15	9.1-10.15	9.1-10.15	9.6-10.15
期 出笋率%	19.4	23.9	28.3	25.3	29.1	39.4	33.0	30	22.7

经方差分析, 不同出笋期方差分析值为  $F=203.712 > F_{0.01}(2,16)=3.634$ , 表明不同出笋期的出笋质量差异极显著。不同种源间方差分析  $F=2.008 < F_{0.01}(8,16)=2.591$ , 即不同种源间的出笋质量差异不显著。不同出笋时间的相关分析 (表 5-6), 结果表明出笋盛期与末期的出笋数量呈极显著水平的负相关。

表 6-6 不同出笋期出笋数量的相关分析  
Tab.6-6 Correlations of the number of bamboo shoot in different period

	初期	盛期	末期
初期	1		
盛期	-0.3024	1	
末期	0.0490	-0.9669**	1

## (2) 笋-幼竹高生长规律的差异分析

绿竹从竹笋出土至成竹, 一般要持续 80d 左右, 但不同地理种源绿竹的高生长速率有所差异, 表现在高生长量及持续时间上具有一定的差异, 为了比较不同种源高生长动态变化, 各地选种源选择 3 株进行观测出笋成竹生长情况。

通过建立高生长与时间之间的回归模型, 采用合适的数学模型, 模拟不同地理种源的高生长进程, 并以公式化探讨生长节律。以每 3d 的累积高度为因变量, 以出笋



后天数为自变量, 采用 Logistic 方程, Growth 生长函数、幂函数方程, 指数生长律方程, 多项式方程等经验式进行拟合, 结果表明以 Logistic 方程回归效果最好。

$$H = K / (1 - m \exp^{-Rt}) \quad (\text{式 } 6-9)$$

式中  $H$  为生长高度、 $t$  为出笋后天数、 $m$  为方程参数、 $R$  为系数 (内禀增长率)、 $K$  为生长上限值。具体拟合结果 (表 6-7)。

表 6-7 竹笋高生长拟合 Logistic 方程参数  
Tab.6-7 Parameters of Logistic equation with the high-growth of bamboo shoot

参数 利源号	m	R	K	相关指数
D1	36.4852	0.3458	25.3625	0.9866**
D2	31.0569	0.3002	23.4546	0.9915**
D3	26.3584	0.2942	26.3457	0.9901**
D4	21.3548	0.2864	22.3741	0.9312*
D5	28.6171	0.2864	19.4521	0.9822**
D6	19.8564	0.2212	24.5127	0.9715**
D7	29.6845	0.2785	24.5014	0.9825**
D8	14.2158	0.1867	19.8635	0.9136*
D9	32.6812	0.3158	22.1588	0.9915**

注:  $R_{0.05}$  0.8783,  $R_{0.01}$  0.9587

由表 6-7 可以看出, (A) 每个种源的拟合方程经检验, 除 D4、D8 达到显著水平以外, 其它种源均达极显著水平。其一, 表明采用 Logistic 方程来描述绿竹不同种源笋--幼竹的高生长过程具有可行性; 其二, 绿竹笋--幼竹高生长过程趋势是“慢--快--慢”, 整个过程遵循 Logistic 方程曲线。

(B) 不同种源的拟合方程中各参数值和差较大, 反映了各种源高生长规律的差异性。对应参数依大小的顺序为  $m$ : D1、D9、D2、D7 号;  $R$ : D1、D9、D2、D3 号;  $K$ : D3、D1、D6、D7 号。

### (3) 退笋及成竹的差异

出笋时间与退笋和成竹之间是相辅相成的, 退笋数量是随出笋时间的推迟而逐渐增加, 成竹多则退笋小, 成竹少, 则退笋多。由表 6-8, 绿竹各地理种源的成竹率, 退笋率具有一定的差异。成竹率由大到小的排序为: D2、D5、D1、D4、D8、D6、

D7、D3、D9, 其中, 中部种源 (D2、D5) 成竹率最高, 分别 100%、90%, 新竹地径为 5.9cm、5.5cm; 北部 (D1、D4) 2 地理种源平均成竹率为 86.7%、80%, 新竹地径 4.8cm、5.3cm; 此外 D7、D3、D9 平均成竹率最低, 分析其因, 对应的地理

表 5-8 不同地理种源出笋成竹调查

Tab.5-8 Survey of shoot to bamboo in different provenances

种源号 生长园子	D1	D4	D2	D8	D9	D3	D5	D6	D7
笋个数	15	20	8	15	6	9	20	18	19
退笋数	2	4	0	3	2	3	2	5	6
成竹数	13	16	8	12	4	6	18	13	13
新竹地径 (cm)	4.8	5.3	5.9	5.1	5.2	5.0	5.5	5.7	6.0
退笋率 (%)	13.3	20	0	20	33.3	33.3	10	27.8	31.6
成竹率 (%)	86.7	80	100	80	66.7	66.7	90	72.2	68.4

种源出笋期较长, 养分容易缺乏, 随若时间的推移退笋增加。由此, 中部种源在漳州生长良好, 表现为成竹率高, 新竹地径适中。南站、尤溪地理种源的退笋数差异不明显, 即在该试验点表现生长适应性相似。

### 6.3.1.3 新竹高径生长的差异

绿竹地理种源间高生长差异极为显著, 以漳州试点为例 (表 6-9), 幼林期各年份方差分析  $F$  值大于 2.92。新竹平均竹高随着造林年份的增加而逐年增高, 在不同年份增加量有所不同, 幼林期的年平均增长量为 0.61-1.6m 之间, 平均生长量最大值为 1.6m, 出现在造林第 4 年, 其增长量最小值为造林第 2 年。方差分析结果, 竹高遗传变异各年度差异不大, 但  $F$  值有逐年增加的变化, 各年广义遗传力估值变幅为 0.6970、0.7732、0.7863, 达中等以上强度, 保持相对稳定。成林期的  $F$  值逐年减小, 但差异仍达显著水平。年度广义遗传力分别为 0.7512、0.7015、0.7416。

胸径是评价竹林生产力的重要依据之一, 随着造林年份的增长, 绿竹幼林期的竹林生长也逐年增大。由表 6-9 可知, 漳州点种源间径生长差异各年均均为显著, 新竹胸

表 6-9 绿竹地理种源幼林期成林期高、径生长量分析

Tab.6-9 High and diameter growth of different provenances in different period

遗传参数	生长性状	幼林期				成林期	
		1999a	2000a	2001a	2003a	2004a	2005a
变幅	高生长量	0.62-0.79	1.13-2.0	0.93-1.51	0.84-1.20	0.96-1.8	1.02-1.5
	径生长量	1.2-2.1	1.8-2.4	1.3-2.6	1.0-1.8	1.8-2.2	2.0-2.4
种源平均值	高生长量	0.83	1.6	1.3	1.0	1.3	1.3
	径生长量	1.65	1.92	2.0	1.5	2.0	2.1
种源间 F 值	高生长量	3.30*	4.41**	4.68**	4.02**	3.35*	3.87**
	径生长量	2.92*	3.44**	4.50**	3.66*	4.35**	4.62**
广义遗传力	高生长量	0.6970	0.7732	0.7863	0.7512	0.7015	0.7416
	径生长量	0.6575	0.7093	0.7778	0.7268	0.7701	0.7835

注:  $F_{0.01}(8,26)=3.705$ ,  $F_{0.05}(8,26)=2.510$ 。

径地增加速率在不同年份有所不同,年平均增长量为 0.72-2.0cm 之间,随着造林年份逐年增长量仍有 0.61cm,表明胸径的生长尚未稳定,仍有一定的增长势。经方差分析,幼林期胸径各年度广义遗传力变幅为 0.6575、0.7093、0.7778,成林期遗传力分别为 0.7268、0.7701、0.7835,达中等强度,表明成林期胸径生长的广义遗传力已保持稳定水平。

#### 6.3.1.4 出笋数量与质量的差异

##### (1) 不同地理种源出笋地径比较

出笋质量的不同反映种源生长的差异,研究笋地径的差异对于种源的评价很有意义。对 5a 生的地理种源绿竹出笋地径进行调查统计,结果列于表 6-10。

漳州点的出笋地径在不同出笋期表现为“小—大—小”的变化趋势,各种源在盛期笋平均地径最大,而末期笋地径大于初期笋地径的种源有:ZZ、YC、YT,表明这 3 个种源的出笋进入末期时间,出笋持续的能力较强,由此也表明它们能较好地适应漳州试验区域的气候条件,出笋能力不仅与该地理种源遗传特性有关,而且与原产地

表 6-10 绿竹地理种源出笋期笋地径比较分析

Tab.6-10 Comparison of diameter of bamboo with different geographical provenances in different period

竹林期	出笋期	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9
幼林期	初期	8.7	8.7	8.4	9.2	6.5	8.9	6.7	6.9	6.2
	盛期	8.8	9.4	10.0	10.1	7.1	10.4	9.8	6.5	6.8
	末期	8.6	8.6	8.8	7.9	5.8	9.9	8.7	5.7	5.5
	平均	8.8	9.2	9.55	9.41	6.66	10.08	9.14	6.4	6.47
成林期	初期	9.57	8.14	8.97	7.56	7.98	8.74	8.83	8.76	8.76
	盛期	9.93	9.57	9.99	8.61	8.94	9.59	9.65	10.08	8.77
	末期	9.92	9.92	9.15	8.35	8.64	9.75	8.59	9.39	7.90
	平均	9.53	9.30	9.63	8.24	8.69	9.50	9.34	9.64	8.51

表 6-11 不同地理种源出笋期方差分析与遗传参数

Tab.6-11 Factors variance analyse and genetic parameters for different geographical provenances in different period

竹林期	差异源	SS	df	MS	F	Fcrit	重复力
幼林期	出笋期	6.0941	2	3.0470	7.292**	3.634	
	种源	45.1096	8	5.6387	13.494**	2.592	0.9259
	误差	6.6859	16	0.4179			
	总计	57.8896	26				
成林期	出笋期	3.4086	2	1.704	10.080**		
	种源	6.9120	8	0.864	5.110**		0.8043
	差	2.7052	16	0.169			
	总计	13.0259	26				

的气候条件相关,ZZ(漳州)为本地区或较近地区的种源,出笋时间较早,出笋时间相对较集中有关;YC(永春)、YT(永泰)在出笋期间出笋持续时间较长,出笋量分布较分散。

方差分析得出(表 6-11),漳州点幼林期与成林期,绿竹地理种源间出笋期的质量(地径)均达到极显著水平。幼林期广义遗传力(重复力)为 0.9259,表明绿竹种源在适生主产区内的出笋质量的遗传差异较为显著。成林期的重复力为 0.8043,仍属中等偏强水平。相关系数矩阵列(表 6-12),漳州点各地理种源除成林期初期笋与末期笋未呈显著水平外,出笋初期、盛期、末期的出笋质量均呈现极显著相关性。

表 6-12 出笋期间相关系数

Tab.5-12 Correlation of different period with shoot-growing

时期	初期	盛期	末期
初期	1	0.7041**	0.3764
盛期	0.7573**	1	0.7342**
末期	0.7508**	0.9361**	1

注:下三角阵为幼林期,上三角阵为成林期

## (2) 不同年份笋产量的变异及其稳定性

绿竹作为南方重要的笋用竹种,每公顷产笋量是竹林生产的主要衡量指标,统计每年各地理种源的产笋量,计算分析其不同年份的稳定系数与变异系数,探讨其地理适应性和变异规律。以漳州试验点为例,在造林后连续 3a(幼林期)观测不同地理种源的每公顷出笋数、平均笋重、胸径、竹高等生长指标;并于造林 5a 后(成林期)连

表 6-13 绿竹地理种源年份间笋产量及其特征数

Tab.6-13 The yield and characteristic parameters of bamboo shoot with geographical provenances in different years

种源	幼林期				成林期			
	平均笋产量 (kg/hm <sup>2</sup> )	组间 变异系数	稳定系数	组内 变异系数	平均笋产量 (kg/hm <sup>2</sup> )	组间 变异系数	稳定系数	组内 变异系数
D1	5 123.25	0.1426	-0.3368	0.3658	6740	0.1235	0.4533	0.2553
D2	5 642.25	0.1639	0.5103	0.2416	7396.5	0.2042	0.5617	0.2966
D3	7 236.30	0.1856	0.5520	0.1962	7698	0.1367	0.5575	0.2067
D4	5 638.35	0.3324	0.2073	0.3501	6874.5	0.1878	0.3954	0.2509
D5	6 950.40	0.1996	0.4619	0.2658	7053.25	0.2134	0.4406	0.2245
D6	6 035.25	0.2651	0.3683	0.3006	6813.5	0.1976	0.4032	0.2384
D7	6 355.35	0.2150	-0.4138	0.3125	7032	0.1454	0.4322	0.1975
D8	6 451.2	0.3667	0.2000	0.3677	6522.0	0.2278	0.3905	0.3768
D9	6 218.6	0.2652	0.4652	0.3862	6840.9	0.2532	0.4076	0.3874

线 3a 观测各生长指标。不同年份地理种源的平均每公顷笋产量及其稳定系数、变异系数（见表 6-13），由表可知。

1) 绿竹不同地理种源单位面积笋产量的稳定程度不同。漳州试点种源试验林幼林期 3 年间，各地理种源的稳定系数变幅为-0.4438-0.5520，种源间变异系数变幅 0.1426-0.3667，组内变异系数变幅 0.1962-0.3862，三组数据均表明，幼林期的 3 年间在漳州点绿竹各地理种源单位面积笋产量的稳定性较差，其中 D3 的稳定最高（0.5520）表现出当地种源良好的出笋稳定性，然后依次为 D2、D9、D5 的稳定性中等，而 D1 的稳定性较差，可能与部分竹丛开花有关，其开花原因有待进一步研究。

2) 种源试验林成林期连续 3a 的结果表明，各种源的稳定系数变幅在 0.3905-0.5617，种源间变异系数为 0.1235-0.2532，组内变异系数为 0.1975-0.3874，组内变异系数大于组间的变异，表明组内不同竹丛间产笋量存在较大差异，这为今后优良单丛竹的选择提供了理论基础。稳定系数依次大小：D2、D3、D1、D5、D7、D9、D6、D4、D8。

比较幼林期与成林期绿竹地理种源的单位面积笋产量的稳定性，成林期除永安种源稳定值降低外，其它地理种源均增加，表明随着竹林郁闭成林后，各种源的笋产量逐步趋向稳定。

#### 6.3.1.5 生长因子的方差分析

不同地理种源的绿竹，由于生长习性的差异，在同一个栽植地生长因子表现出较大的不同。根据调查数据，对漳州点的各地理种源绿竹发笋数、产笋量等指标进行方差分析，并进行 F 检验，见表 6-14。

表 6-14 地理种源不同年份各生长因子差异检验  
Tab.6-14 Factors variance analysis for geographical provenances in different years

生长因子	幼林期				成林期			
	1999 年	2000 年	2001 年	变异系数%	2003 年	2004 年	2005 年	变异系数%
发笋数	2.16	2.44	5.68**	57.1	3.55**	4.31**	4.25**	10.5
每公顷产笋量	2.01	3.06*	4.16**	34.9	4.14**	4.89**	5.78**	16.6
平均胸径	2.92*	3.44*	4.50**	22.2	5.31**	4.26**	4.09**	14.5
平均竹高	3.30*	4.41**	4.68**	17.7	4.11**	3.45**	3.87**	8.8
标准枝叶片数	8.41**	18.97**	25.67**	49.2	12.65**	12.75**	13.41**	3.3

注：F<sub>0.01</sub>(8,26) 3.705、F<sub>0.05</sub>(8,26) 2.510

由表 6-14 可以看出，漳州试验点同一性状在不同年份下值相差较大。

(1) 绿竹试验林的幼林期各性状处理间的差异显著性逐渐增强，1999 年发笋数与每公顷产笋量的各处理间无显著差异，到了 2001 年各性状的地理种源间均能达到极

显著水平。可见,绿竹地理种源间的差异随着造林时间的延长逐渐增强,就新造竹林而言,有一个生理的恢复期和对新环境的适应过程,首先表现在造林成活,而后的生长差异则需要较长时间来体现,各生长因子中,标准枝的叶片数各种源间的显著性较其它性状因子差异大,而每公顷笋产量显著性差异较小,即各生长性状指标对环境作出反应的灵敏程度有所不同,随着时间的延长有增强(或减弱)的趋势,各生长因子  $F$  值变幅 2.01-25.67,发笋数的变异系数最大(57.1%),标准枝叶片数的变异系数居第二(49.2%)。

(2) 竹林到成林期以后,同一性状在不同年份也存在差异,总的变化趋势为同一性状  $F$  值逐年变化较小。2003 年至 2005 年,各地理种源平均胸径间的  $F$  值逐年减小,而每  $\text{hm}^2$  产笋量、标准枝叶片数  $F$  值逐年增大,其变异系数分别 16.6%、3.3%。成林期各生长因子  $F$  值的变幅 3.45-13.44 间,每  $\text{hm}^2$  产笋量  $F$  值的变异系数最大(16.6%),平均胸径的变异系数值次之(14.5%),标准枝叶片数的变异系数值最小,仅 3.3%。

### 6.3.2 叶片生理特性的变异分析

#### 6.3.2.1 叶面积指数与生长因子的关系

##### (1) 绿竹叶面积指数测定

根据上述方法,用  $G$  代表平均株叶面积,  $LAI$  代表叶面积指数,分别测得永安及龙海试验点的  $G$  和  $LAI$ ,见表 6-15。

表 6-15 绿竹地理种源叶面积指数

Tab.6-15 LAI of geographical provenances of *Dendrocalamus oldhamii*

种源 函数	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9
$G/\text{m}^2$	27.52	21.36	20.12	14.82	19.76	19.02	19.12	18.90	27.24
$LAI$	11.16	10.06	9.53	6.56	9.05	8.25	8.38	8.05	11.45

注:  $G$  为平均株叶面积,  $LAI$  为叶面积指数

从出笋到完全展叶是绿竹叶面积不断增大的过程,  $LAI$  的增长主要由分配到叶片的干物质量所决定。由于种源适应性的不同,不同种源在同一地点生长有较大的差异,适应性的差异从每年的出笋数及幼竹的生长势上表现出来,竹叶的数量、大小是其适应性的重要反映。

由表 6-15 可知, D1、D9 种源单株叶面积和叶面积指数均较大,分别为  $27.52\text{m}^2$ 、 $27.24\text{m}^2$  和  $11.16\text{m}^2$ 、 $11.45\text{m}^2$ ; 其次是 D2、D3、D5 号种源,单株叶面积分别为  $21.36\text{m}^2$ 、 $20.12\text{m}^2$  和  $19.76\text{m}^2$ ,叶面积指数分别是 10.06、9.53 和 9.05; 而种源 D4 号在龙海试验点生长不良,其单株叶面积分别为  $15.55\text{m}^2$  和  $14.82\text{m}^2$ ,叶面积指数分别是 7.07



和 6.56。

## (2) 叶面积指数与产笋量的关系

产笋量指标是衡量绿竹丰产的重要指标之一。影响产笋量的因素很多,包括土壤水肥状况、气候条件等。叶面积指数是植物管理条件和营养状况的综合体现,反映绿竹利用光能的能力,也是影响绿竹产笋量的直接因素。本文通过系统地观测,收集了大量的资料,得出绿竹叶面积指数与产笋量的数量关系,经回归分析建立回归模型,见表 6-16。

由表 6-16 可以看出,应用二次抛物线模型来描述叶面积指数与产笋量的关系,R 值均为 0.75 以上,效果较好。方程的二次项系数均小于 0,说明曲线开口向下,函数存在极大值,因此可以求得各种源产笋量达到理论极大值时,对应的叶面积指数(表 6-17)。

由表 6-17 可以看出,不同种源产笋量的理论极大值相差很大,有的差距可以达到 2 倍以上,相应地叶面积指数也相差较大。

表 6-16 不同地理种源叶面积指数 LAI 与产笋量 Y (kg·hm<sup>-2</sup>) 的关系  
Tab.6-16 Correlation between LAI and shoot yield of different provenances

种源号	回归模型	R 值
D8	$Y = -51.9285LAI^2 - 778.9275LAI - 34.9635$	0.7873
D2	$Y = -56.2335LAI^2 - 843.5025LAI - 76.5870$	0.8642
D3	$Y = -52.6785LAI^2 - 790.1775LAI - 63.0270$	0.9015
D4	$Y = -51.9285LAI^2 - 778.9275LAI - 34.9635$	0.7873
D5	$Y = -53.6865LAI^2 - 805.2975LAI - 55.4175$	0.9246
D1	$Y = -44.6535LAI^2 - 669.8025LAI - 62.3805$	0.8903
D7	$Y = -52.1175LAI^2 + 781.7630LAI - 53.5470$	0.7750
D6	$Y = -55.5435LAI^2 - 833.1525LAI - 16.3470$	0.9105
D9	$Y = -60.1530LAI^2 - 902.2950LAI - 40.2810$	0.8715

表 6-17 地理种源产笋量 Y 的极大值 (kg·hm<sup>-2</sup>) 与叶面积指数  
Tab.6-17 The max value of shoot yield and LAI of geographical provenances

函数	D8	D2	D3	D4	D5	D1	D7	D6	D9
15LAI	166.20	169.20	182.70	159.90	194.70	218.10	179.40	188.70	166.35
Y <sub>max</sub>	6339.90	7078.35	7752.00	5406.15	8989.50	9384.45	7401.45	8773.50	7357.80

综上所述,1) 地理种源绿竹的笋产量与叶面积指数的关系均可用二次曲线加以描述,相关系数多数在 0.8-0.9 之间,说明拟合的效果较好。

2) 方程拟合后产笋量极大值的为 D1 号种源,其极大值可达到 9384.45kg·hm<sup>-2</sup>,对应的叶面积指数为 11.16,其次是 D5 和 D6 种源。产笋量均可以达到 8000 kg·hm<sup>-2</sup> 以上,叶面积指数为 9.05、8.25。表现较差的是 D8、D4 种源,最小的产笋量极大值

仅为  $5406.45 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ，叶面积指数为 6.56，生长性状在所在种源中也表现出最弱的生长势，属于一般种源。

### (3) 平均丛叶面积随直径的变化

叶面积与直径是衡量绿竹生长状况的重要因子，也是说明种源与当地环境是否适应的主要指标，它们一起对绿竹的生物量、产笋量、发笋持续时间等产生重要的影响。同时，二者通过植物内部复杂的生理生化作用产生必然的相关性。本文根据大量的调查资料，绘制反映二者关系的曲线，见图 6-1。

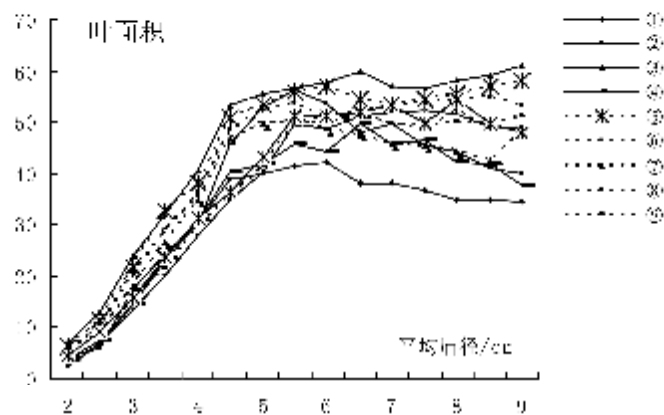


图 6-1 不同地理种源的绿竹平均丛叶面积随直径的变化

Fig.6-1 The variety of leaf area for diameter of different provenances of

由图 6-1 可以看出，1) 不同种源平均丛叶面积随平均直径的变化规律基本相似。所有种源叶面积都有一个迅速增长阶段，然后趋于稳定，到一定径阶时，不同地理种源叶面积分化较明显，有的继续上升，有的上下波动，有的则开始下降。

2) D1、D2、D4 种源叶面积总体呈上升趋势，也有部分径阶出现下降。较小径阶时，叶面积绝对值高于其它种源，说明这些种源长势良好；D3、D5 种源曲线持续下降，D8 种源变化幅度较大，总体呈下降趋势，表现为直径生长增加到一定大小值时，叶面积指标出现减小，枝叶生长也受到一定的限制。

#### 5.3.2.2 光合作用与光呼吸

植物的光合作用和呼吸作用在能量和物质交换上是一个相互的过程，是植物维持生存重要的生理活动。光合作用是一个比较复杂的过程，包括了一系列的光化学反应和物质转换过程。实质上叶绿体是光合作用的发生场所，绿色植物光合作用的强弱与植物体内叶绿素的含量密切相关，因此可以用植物体内叶绿素含量来反映光合作用的强弱。呼吸作用是将植物体内的物质不断分解的过程，是新陈代谢的异化方面。普遍认为，光呼吸是一个消耗能量与物质的过程，光呼吸越小，越有利于有机物的积累。

本研究设计了三个重复（即连续三年），在一年中选择五个不同的时间段前后，

测定了不同种源绿竹叶绿素含量、叶片光合速率与光呼吸速率,为更深入地研究绿竹地理种源生理生化过程的差异提供必要的依据。

#### (1) 叶绿素含量的年变化比较

叶绿体是进行光合作用重要的细胞器,植物光合色素是其中起重要功能的物质,包括3类:1)叶绿素,主要包括叶绿素a和叶绿素b;2)类胡萝卜素和3)藻胆素,其中叶绿素是主要的光合器官。在绿竹不同种源之间,叶片的绿色程度存在着明显的差异,成为区分地理种源差异的依据之一。

为了寻找叶绿素含量与种源长势之间差别,对叶绿素a、叶绿素b含量进行测定。叶绿素a、叶绿素b含量不一样,进行光合作用的效率也不一样,因此将叶绿素a和叶绿素b之和、之比(叶绿素a:叶绿素b)来反映二者之间的关系。分别于4月26日、6月5日、7月30日、10月5日、12月5日左右对不同地理种源绿竹的叶绿素含量进行测定,结果分别见表6-18。

表 6-18 地理种源绿竹平均叶绿素 a、叶绿素 b 的含量(mg·g<sup>-1</sup>FW)  
Tab.6-18 The average content of chlorophyll a and b of different provenances

种源号	4月26日		6月5日		7月30日		10月5日		12月5日	
	Chl.a	Chl.b	Chl.a	Chl.b	Chl.a	Chl.b	Chl.a	Chl.b	Chl.a	Chl.b
D1	1.2015	0.7521	1.8652	1.1759	1.5622	0.9685	1.2368	0.7725	0.9685	0.6325
D2	1.0562	0.6589	1.8520	1.2358	1.4985	0.9524	1.1985	0.7654	1.0654	0.6523
D3	0.9125	0.6025	1.7698	1.1896	1.4685	0.8552	1.2015	0.7170	0.8568	0.6225
D4	0.9980	0.5230	1.8555	1.1556	1.5029	0.8124	1.1652	0.6894	0.8695	0.6652
D5	0.9658	0.6521	1.9871	1.2889	1.5028	0.7598	1.1751	0.6325	1.1102	0.5236
D6	0.8697	0.6601	1.8650	1.1999	1.4068	0.8741	1.1658	0.6541	0.8652	0.5369
D7	1.1102	0.7035	1.7520	1.1889	1.5620	0.8652	1.1852	0.7351	0.9865	0.6112
D8	0.9587	0.5324	1.8025	1.1759	1.3958	0.8002	1.1652	0.6578	0.9105	0.5895
D9	1.0580	0.7400	1.9899	1.2658	1.6520	1.0568	1.2588	0.7512	1.0215	0.6025

由表 6-18 可以看出,1) 不同种源在不同时期叶绿素 a 的含量均大于叶绿素 b,叶绿素 a 含量绝大多数均大于 1,而叶绿素 b 除了 6 月 5 号的测定值外,大多数均小于 1。这个特征符合大多数绿色植物的叶绿素分配规律。

2) 叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量均有一个峰值出现,由表中可以看出,这个峰值出现在 6 月 5 日的测定中,此后一直降低,直到 12 月上旬。11 月~12 月叶绿素 a、b 的含量没有太大的变化。

3) 大多数种源在峰值期和夏、秋季节变化明显,表明具有更大的生产潜力,为有较高的生物量和产笋量奠定了基础。

由表 6-19 可以看出,1) 多数种源叶绿素(a/b)在展叶初期(4月下旬)和叶完成初期(6月上旬),叶生长定型后直到冬季。

2) 6月上旬是绿竹进行光合作用的重要时期。该时期内叶绿素(a+b)含量大小顺序为: D3、D5、D9、D2、D6、D1、D4、D8、D7。即 D3、D5、D9 等种源叶绿素(a+b)的含量保持较高的水平, D8、D7 等种源处于后列, 表明前者光合作用相对较强从而进一步证明, 用生长指标划分绿竹优良种源划分是有一定生理依据, 后者叶绿素含量相对较小, 其生长势也稍差。

表 6-19 2000-2002 年不同地理种源绿竹叶绿素(a+b)与叶绿素(a/b)含量(mg·g<sup>-1</sup>FW)

Tab.6-19 Chlorophyll a+b and chlorophyll a/b of different provenances in 2000-2002

种源号	4月26日		6月5日		7月30日		10月5日		12月5日	
	a/b	a+b	a/b	a+b	a/b	a+b	a/b	a+b	a/b	a+b
D1	1.5975	1.9536	1.5862	3.0411	1.6130	2.5307	1.6010	2.0093	1.5312	1.6010
D2	1.6030	1.7151	1.4986	3.0878	1.5734	2.4509	1.5658	1.9639	1.6333	1.7177
D3	1.5145	1.5150	1.4877	3.9594	1.7171	2.3237	1.6875	1.9135	1.3764	1.4793
D4	1.9082	1.5210	1.6057	3.0111	1.8500	2.3153	1.6902	1.8546	1.3071	1.5347
D5	1.4811	1.6179	1.5417	3.2760	1.9779	2.2626	1.8579	1.8076	2.1203	1.6338
D6	1.3175	1.5298	1.5543	3.0649	1.6094	2.2809	1.7823	1.8199	1.6115	1.4021
D7	1.5781	1.8137	1.4736	2.9409	1.8054	2.4272	1.6123	1.9203	1.6140	1.5977
D8	1.8007	1.4911	1.5329	2.9784	1.7443	2.1960	1.7714	1.9230	1.5445	1.5000
D9	1.4305	1.7986	1.5720	3.2557	1.5632	2.7088	1.6757	2.0100	1.6954	1.6240

## (2) 净光合速率年变化比较

一般测定光合速率的方法未将叶片呼吸作用考虑在内, 所测结果实际是光合作用减去呼吸作用的差值, 即表观光合速率或净光合速率。因此测定其呼吸速率, 将其加入表观光合速率, 则为真正光合速率, 即: 真正光合速率=表观光合速率+呼吸速率。

通过测定了不同地理种源绿竹的净光合速率, 以反映其年内动态变化, 见表 6-20。

表 6-20 绿竹地理种源的平均净光合速率年变化( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Tab.6-20 The variety of the net photosynthetic rate of different provenances in year

种源号	4月26日	6月5日	7月30日	10月5日	12月5日	年平均
D1	3.3695	1.9998	5.2368	2.3154	1.2300	3.5379
D2	3.0689	2.0322	5.4210	2.3365	1.0012	3.4650
D3	3.1256	1.6542	4.1285	1.6597	0.9854	2.8884
D4	3.0211	1.6333	4.1203	1.6898	1.0245	2.8723
D5	2.9869	1.9687	4.5697	1.9854	0.8589	3.0924
D6	2.8965	1.6598	4.5210	2.0315	0.8589	2.9919
D7	3.0145	2.1157	4.9860	2.1110	0.9865	3.3034
D8	2.8834	2.0685	4.1206	1.4579	0.7598	2.8226
D9	3.2215	2.3155	5.3217	1.6587	1.2566	3.4435

由表 6-20 可以看出, 1) 绝大多数种源光合速率变化均在  $1-5 \text{ mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$  范围内, 仅有个别种源在个别时期超过这个范围, 多数种源的年平均变化介于 2-4 之间。

2) 各种源光合速率年变化均出现两个峰值, 分别在 4 月下旬-5 月上旬和 7 月下旬-8 月初, 后者的数值略高于前者。二者之间的峰谷, 一般出现在 6 月初, 数量级只有 1-2, 与两峰值形成了较大的对比。另一个低值区出现在 11 月底-12 月初, 数量级比 6 月还小, 这时绿竹基本上处于生长停滞期。

3) 在相同环境条件下, 如果种源的光合速率高, 则其生理活动较强, 同时叶绿素含量较高, 可以通过较强的光合作用制造大量的有机物, 为其生理活动提供必要的养分, 相应地, 该种源生长性状也表现优良。

### (3) 呼吸速率(光呼吸与暗呼吸)年变化比较

植物的绿色细胞在有光照的条件下, 放出  $\text{CO}_2$  和吸收  $\text{O}_2$  的过程, 被称为光呼吸(photorespiration)。一般生活细胞的呼吸在光照或黑暗中都可以进行, 对光照没有特殊要求, 这种呼吸相对于光呼吸被称为暗呼吸(dark respiration), 通常所说的呼吸就是指暗呼吸。研究应用遮光法和  $\text{CO}_2$  吸收法, 连续三年在绿竹生长的不同时期, 分别测定了 9 个种源的暗呼吸速率和光呼吸速率, 结果见表 6-21、6-22。

表 6-21 2000-2002 年不同种源绿竹平均暗呼吸速率年变化 ( $\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ )

Tab.6-21 The average rate of dark respiration of different provenances in 2000-2002

种源号	4 月 26 日	6 月 5 日	7 月 30 日	10 月 5 日	12 月 5 日	年平均
D1	2.3541	0.4894	0.5634	1.2548	0.5987	1.0521
D2	3.6589	0.9541	0.6895	1.0025	0.5284	1.3667
D3	3.6114	0.7512	0.6558	0.9687	0.4562	1.2887
D4	4.3218	0.5210	0.6520	0.5598	0.8790	1.3867
D5	3.4436	0.4658	0.6895	0.7519	1.0235	1.2749
D6	4.0025	0.4561	0.8598	0.9861	0.4021	1.3413
D7	2.8894	0.6532	0.7928	0.9258	0.4588	1.1440
D8	4.3215	1.0236	0.9875	1.0213	0.5598	1.5827
D9	2.5988	0.4589	0.8819	1.0236	0.9771	1.1881

由表 6-21 可以看出, 1) 各绿竹种源的暗呼吸速率最大值均出现在 4 月下旬-5 月上旬, 6 月-7 月出现最低值, 数值只有前面的 1/6~1/10, 8 月温度降低后, 其值有所回升, 但仍较 4 月小, 多数随后又开始下降, 直到年底。

2) 暗呼吸年平均值大小顺序: D9、D4、D2、D6、D3、D5、D9、D7、D1 但没有明显的地域差异。光合速率较高的种源, 暗呼吸速率反而比较低, 这有利于光合作用产物的积累, 由此可以作为判断种源的优劣的有用依据之一。

由表 6-22 可以看出, 1) 同暗呼吸速率相比, 光呼吸的速率要远大于前者, 不同种源的年平均值比暗呼吸大 2~2.5 个测量单位, 说明光呼吸是绿竹的主要呼吸方式。



2) 光呼吸仍然遵循某些与暗呼吸相同的规律,即光合作用较强的种源,光呼吸速率较低。地理种源光呼吸值大小为:D8、D4、D7、D3、D6、D2、D5、D9、D1。

表 6-22 2000-2002 年不同种源绿竹平均光呼吸速率年变化 ( $\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ )

Tab.6-22 The average rate of photorespiration of different provenances in 2000-2002

种源	4 月 26 日	6 月 5 日	7 月 30 日	10 月 5 日	12 月 5 日	年平均	光呼吸-暗呼吸
D1	4.6535	2.1364	1.3562	2.0212	3.9867	2.8308	3.8829
D2	5.0346	2.6577	2.3031	2.0342	3.5675	3.1194	4.4861
D3	5.6998	2.4178	2.3154	2.5412	3.6545	3.3257	4.6144
D4	6.0332	3.1224	2.6102	1.8897	3.6574	3.4626	4.8493
D5	5.7865	2.6451	2.3142	1.2545	3.5422	3.1085	4.3834
D6	5.7845	2.5545	1.8986	1.8575	3.5312	3.1253	4.4666
D7	5.3465	3.0235	2.5546	2.3421	3.5214	3.3576	4.5016
D8	6.0024	3.3545	2.8577	2.1154	4.1265	3.6913	5.2740
D9	4.8875	2.3426	2.5242	1.2344	3.8454	2.9668	4.1594

综合分析暗呼吸速率和光呼吸速率值之和,可以反映所研究绿竹的呼吸作用的强弱。分析表明,多数种源呼吸速率介于  $4\sim 5\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。光合速率较大的种源呼吸速率一般较低,这在总呼吸速率上仍然有明显的反映。

### 5.3.3 遗传效应分析

在性状遗传的研究中,把表型变量中含有遗传变量的比率 ( $V_G/V_P$ ) 叫做广义遗传力 ( $H^2$ ),用来衡量遗传值在表型值中的相对重要性。

利用方差分析法进行广义遗传力的估算,即在地理种源试验中对参试种源作方差分析,估算出方差的各个组成部分的分量,然后估算出  $H^2$  值,再计算遗传增益的差异。本研究根据绿竹地理种源造林后各性状的  $\Delta G$  值,见表 6-23。

由表看出,(1)造林 3 年后 9 个地理种源不同性状的遗传增益大部分为正值,说明大多数种源都能在漳州生长良好。

(2) D1、D2 和 D9 号种源各性状在不同地理种源中均位于前列,在营造区域可获得较大的增益值。尤其是 D1、D9 种源 X1 性状(出笋数)、X2 性状(单位面积笋产量)的平均遗传增益  $\Delta G$  达到 42%以上;D9 种源 X5 性状(平均总叶面积)的平均遗传增益为 42.35%、对照遗传增益均超过了 35%,D1、D2 种源的 X1、X2、X3 性状均列居第一位,平均遗传增益  $\Delta G$  达 28.96%-38.90%。由此说明 D9、D1、D2 种源在漳州有较大的遗传潜力与推广前景。



表 6-23 造林后 3 年种源遗传增益 (%)  
Tab.6-23 Genetic plus of different provenances after 3yaers afforesting

性状	$\Delta G$	种源号及顺序									
		①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	CK
X1	AG	44.36	42.50	38.76	31.24	25.67	23.55	20.37	16.78	4.59	29.74
	(CK)	36.82	32.55	29.61	24.58	22.50	19.67	8.59	5.63	1.22	0
		⑩	⑪	⑫	⑬	⑭	⑮	⑯	⑰	⑱	CK
X2	AG	46.97	42.55	38.90	35.72	31.22	28.57	23.10	15.82	-6.72	21.25
	(CK)	44.50	37.65	35.42	31.45	28.24	24.83	11.67	8.61	-8.62	0
		①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	CK
X3	AG	34.28	30.75	28.96	25.61	20.35	18.66	14.52	10.28	5.77	15.33
	(CK)	15.60	13.52	11.75	10.03	8.48	6.92	5.65	1.65	-1.55	0
		①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	CK
X4	AG	36.46	33.56	30.77	29.82	25.80	22.41	19.63	3.40	2.30	21.28
	(CK)	34.88	30.73	28.61	25.31	22.76	19.85	15.49	2.53	0.45	0
		⑩	⑪	⑫	⑬	⑭	⑮	⑯	⑰	⑱	CK
X5	AG	40.35	37.65	33.61	29.64	26.53	22.11	18.67	8.47	1.33	22.55
	(CK)	35.64	33.51	28.08	25.16	23.34	19.59	9.69	5.34	-5.91	0
		①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	CK

注: X1—总笋数(个/ha<sup>2</sup>), X2—单位面积笋产量(kg/ha<sup>2</sup>), X3—新竹胸径(cm), X4—竹高(m), X5—平均竹总叶面积(cm<sup>2</sup>)。ΔG—平均遗传增益, (CK)—对照遗传增益即文中ΔG(CK)。

(3) 性状在遗传上出现负增益, 表明重要性状的负增益会影响对该种源的选择。D4 的 B 性状、D 性状、S 性状的 ΔG (CK), ΔG 均出现负值。自此, 该种源在漳州生长表现较差, 其遗传潜力在漳州点较弱, 属不适宜在造林区大面积推广的种源。

研究表明, 使用适宜种源 × 的优良材料造林, 不仅能够保证造林用竹的安全, 而且增产效益一般可达 10% 以上。绿竹长期处在不同的自然生态环境下, 形成适应当地条件的遗传特性和地理变异, 如果造林地条件与地理种源适生条件差异太大, 可能会出现竹株生长不良, 衰退, 甚至死亡现象。因此, 绿竹造林除遵循适地适竹的原则外, 还需做到适地适种源, 这样才能保证营造的竹林生产力高、稳定性强。

### 5.3.4 五分法综合评定

通过生长性状、经济性状等指标快速评价种质资源, 在林业生产上具有可操作性 (任继周, 1998; James, 1978)。本研究应用“五分评定法”, 以漳州试验点作 7 年生试验林有关生长、发育、物候、抗逆性及适应性因子经数据标准化后综合评定, 并以绿竹对生存空间的适应性作为基础, 研究评定各个地理种源的生长适应性。

#### 5.3.4.1 生长适宜性评价

任何植物都有其生存的适宜空间或区域, 在这一区域内, 含有该植物发生的中心地的生境, 称为适生中心生境, 也就是最适生长区。从最适生长区向外延伸, 是植物

的外延生境,外延生境与适生中心生境理论距离越远,其适宜生境的适宜度越低。其中适宜度计算公式:

$$K=10r/H \quad (\text{式 } 6-10)$$

$$K'=10r'/H' \quad (\text{式 } 6-11)$$

当  $K=K'$  时,其生境适宜度为 1,当  $K \neq K'$  时,以(式 5-12)计算其生境适宜度  $X$ 。

$$X=[1-|K-K'|]/[1+|K-K'|] \quad (\text{式 } 6-12)$$

式中:  $X$ --该绿竹种源的生境适宜度;

$K$ --实生地生长地的生境  $K$  值;

$K'$ --引入地的生境  $K$  值;

$r$ --实生地的全年降水量 (mm);

$r'$ --引入地的全年降水量 (mm);

$H$ --实生地  $\leq 0^{\circ}\text{C}$  的年积温 ( $^{\circ}\text{C}$ );

$H'$ --引入地  $\leq 0^{\circ}\text{C}$  的年积温 ( $^{\circ}\text{C}$ )。

将计算出的适宜度  $X$  按下表标准进行分级,进行“五分评定”(表 6-24)。根据上述方法,对不同种源适宜性进行评分,最后结果见表 6-25。

表 6-24 不同种源绿竹生境适宜度分级规则

Tab.5-24 The grade rules of adaptability in living condition of different provenances

适宜度	得分值	生长区划	生长表现
0.9~1.0	5	最适生长区	生长、繁殖正常
0.7~0.9	4	良好生长区	生长有不适宜表现,繁殖不正常
0.5~0.7	3	可以生长区	生长有不适宜表现,繁殖不正常
0.3~0.5	2	生存边缘区	生长不正常,不能繁殖
$\leq 0.3$	1	生存禁区	营养严重不正常,不能繁殖

评分值是一个统计概念,由现象归纳的结果,具有较强的主观因素,它只说明在总体上这些种源对当地环境具有基本相似的适应性,由于影响因素的千差万别,并不能确保每一株种源的适应性都是一样的。由表 6-25 可以看出,

(1) 各重复的最高得分是 5 分,最低分值为 3 分,没有出现小于 3 分的得分,说明各个种源在试验点的适应性都是比较强的,即都能进行正常生长与生殖。

(2) 各地理种源按得分值排序依次为:(D1、D2、D9)、D5、D8、D6、(D4、D7、D3),其中得分值相同的有 D1、D2、D9,均为 4.63 分,和 D4、D7、D3,均为 3.88 分,D3 为原产地种源,由此表明各地理种源引种到漳州均表现出良好的生长适宜性。

(3) 各种源生长适宜性排序与产量量、成活率等指标的排序有较好的吻合,也与光合速率排序基本相似。说明用该方法评价各种源的优劣具有较强的可行性,为宏观描述地理种源提供了一个理想的分析方法。

表 6-25 不同种源绿竹生长适宜性评分表  
Tab.6-25 The score of different provenances in growth adaptability

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	5	5	5	4	4	5	5	4	4.63
D2	5	5	5	5	4	5	4	4	4.63
D3	4	4	4	4	4	4	4	3	3.88
D4	3	4	4	4	5	5	3	3	3.88
D5	4	4	4	5	5	5	4	5	4.50
D6	4	3	5	5	4	4	4	4	4.13
D7	4	4	4	4	4	3	3	5	3.88
D8	4	4	4	5	5	4	4	4	4.25
D9	4	4	5	5	4	5	5	5	4.63

#### 5.3.4.2 笋的均衡性评价

绿竹的栽培，目的之一是获得较高的笋产量，其二是获得优质的笋。均衡性是指在成熟的生产条件下，每年所用衡量指标的变动与波动幅度，它是与生产经营密切相关的，也是评价绿竹种源优劣的重要指标。本文根据目前国内常用的评价方法，将均衡性分为时间均衡性、营养均衡性。

##### (1) 笋产量的时间均衡性

时间均衡性 (TB) 是指绿竹笋产量随时间分配的变异程度的向量，变异程度较小者，其分配较为均匀，较有利于生产流程。这种变异可以分为年内评价和年间评价。本文根据绿竹产笋的特点，用年间均衡性来反映这种均衡关系，所用公式如下：

$$TB = \bar{X} / \sigma \quad (\text{式 } 6-13)$$

式中：TB--该竹种的时间均衡指数；

$\bar{X}$ --不同年度笋产量的平均值；

$\sigma$ --不同时间笋产量的标准差。

在评价时，先用上述公式计算各年的平均值  $\bar{X}$ ，然后再求得标准差  $\sigma$ ，从而计算均衡价 TB，TB 越大者，表明该种源的笋产量年度间越稳定。根据均衡价数值的大小，分为五级，评定分数分别为 5 分、4 分、3 分、2 分和 1 分，依据上述方法，以时间作为评价尺度，对不同重复的各种源产笋量的评分值见表 6-26。

时间均衡性分值的高低体现了该种源在评价时间内的分配情况及均匀程度，由表可知，1) 各重复的最高得分是 5 分，最低分值也为 3 分，同样没有出现小于 3 分的低分，说明各地理种源的笋产量随时间的分配是比较合理的，没有出现产笋的高度集中与匮乏现象。

2) 各种源的得分排序：D1、(D3、D9)、(D2、D5、D6)、D4、(D7、D8)，其中 D1 分值 4.63，D7、D9 值为 4.5。

3) 理论上, 产笋量的时间均衡性得分, 则有利于绿竹养分均匀合理的分配, 不会出现营养过度消耗而伤害母株, 或产笋量太少而影响竹林的更新; 同时实际考虑, 产笋期不易过于集中, 否则容易出现供需不平衡, 影响笋的经济价值。

表 6-26 笋产量的时间均衡性评分表

Tab.6-26 The score of time proportionality on shoot yield

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	5	4	4	4	5	5	5	5	4.63
D2	4	4	5	5	5	4	4	4	4.38
D3	4	4	4	4	5	5	5	5	4.50
D4	3	5	5	4	4	5	4	4	4.25
D5	4	4	4	5	5	5	3	5	4.38
D6	5	5	4	5	5	5	3	3	4.38
D7	4	4	4	3	5	4	4	3	3.88
D8	3	4	4	5	4	4	4	3	3.88
D9	5	4	4	4	5	5	5	4	4.50

## (2) 笋的营养均衡性

营养均衡性(NB)表示不同种源绿竹笋的营养价值在一评价时间内波动的平稳程度。绿竹笋的营养价值, 由于本身生理作用和外界环境的影响, 同时在采收、运输等环节中可能会随着时间推移而发生变化, 因而形成营养价值的波动或衰减。此处所涉及的营养成分以笋的氨基酸和蛋白质含量为依据, 笋的营养成分以较为均衡、波动较小者为优。

评价营养均衡性的方法同上, 所用公式如下:

$$NB=11/\sigma \quad (\text{式 } 6-14)$$

式中: NB--该竹种的营养均衡指数;

11--不同年度笋的氨基酸或蛋白质含量平均值;

$\sigma$ --不同时间笋的氨基酸或蛋白质含量标准差。

同样根据营养均衡性数值的大小, 分为五级, 评定分值分别为 5 分、4 分、3 分、2 分和 1 分。漳州点各地块种源的营养均衡性评分值见表 6-27。

由表 6-27 可以看出, 1) 漳州点营养均衡性评分值, 各重复均在 3 分(含 3 分)以上, 绝大多数为 5 分, 没有出现小于等于 2 分的低分值。说明各种源笋的营养均衡性总体上是比较好的, 在所设定的不同时间段内起伏较小。

2) 各地理种源评分值大小顺序: (D1、D9)、D6、D5、(D2、D3)、D7、(D4、D8), 其中 D1、D9 均分 4.88, 相对 D4、D8(最低值)高出 0.88, 即前 2 地理种源笋营养具有较好的均衡性。

表 6-27 笋的营养均衡性评分表

Tab.6-27 The score of nutrition proportionality on shoot yield

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	5	5	4	5	5	5	5	5	4.88
D2	4	4	5	4	4	5	3	5	4.25
D3	4	5	4	4	4	5	4	4	4.25
D4	3	4	4	4	4	4	4	5	4.00
D5	4	5	5	4	4	5	4	4	4.38
D6	4	5	5	5	4	5	5	4	4.63
D7	4	4	4	4	5	4	4	4	4.13
D8	3	4	4	5	4	4	4	4	4.00
D9	5	5	4	5	5	5	5	5	4.88

### 5.3.4.3 抗性评价

本地或异地生长的植物都在不断地与外界环境作斗争,植物的生长发育史也就是不断与病、虫、寒、暑等不良条件不断抗争的过程,最后所存在的状态是各种条件达到平衡的表现,这个过程在异地生长的植物中表现得尤为明显。

绿竹的抗性可以分为抗病、抗虫、抗寒、抗物理损伤、抗暑等不同类别,在不同的造林地点,由于所处的环境不同,所需要研究的抗性重点也不同。比如在高热地区重点在于研究抗暑能力,而在病虫害发生猖獗地区重点要研究抗虫性。因此本文根据实际情况,重点研究不同种源绿竹的抗病、抗虫及抗寒能力。

#### (1) 抗病性

绿竹主要发生的病害为叶斑病、煤污病,因此本文以竹叶发生病害情况来反映植株的抗病能力,从不同种源代表竹上抽取上、中、下三个部位的向阳竹叶各 100 片,按危害程度分为五个级别,然后统计感病指数。

0 级:健康竹叶

1 级:轻微病害,受害竹叶占全株 1/5;

2 级:轻度病害,受害竹叶占全株 2/5;

3 级:中度病害,受害竹叶占全株 3/5;

4 级:严重病害,受害竹叶占全株 4/5。

绿竹病害主要是煤污病、叶斑病,它发病较快,传染性强,对笋品质和产量具有影响。根据在研究方法中对绿竹不同种源抗病性的界定,对各种源进行评分(表 6-28)。

由表可知,(A)种源的抗病性得分值最低也为 3 分,平均分在 4.25 分以上,说明各种源的抗病性是较好的,这与各种源在引种地成林后,林分郁闭,受感染的机会越来越大,各种源的抗病性会逐渐下降。(B)评分值大小顺序:D1、(D2、D8)、D9、(D4、D5、D6、D7)、得分表明地理种源的抗病性无显著差异。

表 6-28 不同绿竹种源抗病性评分表

Tab.5-28 The scores of resist-sick ability of different provenances

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	5	4	5	4	5	5	5	5	4.75
D2	5	4	4	4	5	5	5	5	4.63
D3	4	4	4	5	5	5	5	5	4.63
D4	3	4	4	4	4	5	5	5	4.38
D5	3	4	4	5	4	5	5	5	4.38
D6	4	5	5	5	4	4	4	4	4.38
D7	5	5	5	5	4	4	4	3	4.38
D8	5	5	4	4	4	5	5	5	4.63
D9	5	5	4	4	4	4	5	5	4.50

## (2) 抗虫性评价

绿竹的主要虫害是蚜虫，在不同绿竹种源的样地内取每个种源 50 株，仔细观察竹株叶片被害的程度，根据观察的结果将虫害发生程度分为五级：

0 级：健康株；

1 级：轻微虫害：调查株中叶片有虫数占全叶片 1%~5%；

2 级：轻度虫害：调查株中叶片有虫数占全叶片 5%~10%；

3 级：中度虫害：调查株中叶片有虫数占全叶片 10%~15%；

4 级：严重虫害：调查株中叶片有虫数占全叶片 15%~20%。

绿竹笋耐嫩可口，出土后易遭到不同害虫的啃食，轻则造成幼笋或幼竹发育不良，重则会造成笋严重减产，直接影响竹林的高效丰产。抗虫性是绿竹重要的质量特征，它是判断是否栽培成功及评价栽培可行性的重要依据之一，各种源的抗虫性评分见表 6-29。

表 6-29 不同种源绿竹抗虫性评分表

Tab.5-29 The scores of resist-insect ability of different provenances

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	4	5	5	5	5	5	5	5	4.88
D2	5	5	5	5	5	5	5	5	5.00
D3	4	4	4	5	5	5	4	5	4.50
D4	4	5	5	4	5	4	4	4	4.38
D5	5	5	4	4	4	3	5	5	4.38
D6	5	5	4	5	5	5	5	5	4.88
D7	4	4	5	5	5	5	5	5	4.75
D8	5	5	4	4	4	5	5	5	4.63
D9	5	5	5	5	5	4	5	5	4.88



由表 6-29 可以看出, 1) 各重复对抗虫性的评分值均在 4 分 (偶有 3 分) 以上, 其中得满分的占 60% 以上, 可见各种源均具有较强的抗虫性, 虽然种源间存在一些差异, 但差异不明显, 其分值波动范围在 0.5 分以内。

2) 各地理种源得分值的排列顺序为: D2、D1、D6、D9、D7、D8、D3、D4、D5。但排序仅仅反映了种源间相对抗虫能力的大小, 因而各个种源的分值都很高, 但不能代表绝对抗虫能力的高低。

### (3) 抗寒性评价

在绿竹样地内, 取不同种源绿竹的样竹各 100 株, 样笋 100 个, 连续 3 年进行定点观察, 统计每年幼竹及笋受冻害株数、程度, 根据观察结果将冻害发生程度分为五级:

0 级: 无冻害发生;

1 级: 轻微冻害: 发生冻害样竹或样笋个数比例小于 5%;

2 级: 轻度冻害: 发生冻害样竹或样笋个数比例小于 15%;

3 级: 中度冻害: 发生冻害样竹或样笋个数比例小于 30%;

4 级: 严重冻害: 发生冻害样竹或样笋个数比例大于等于 45%。

分值分别为 5 分、4 分、3 分、2 分和 1 分。

抗寒性是丛生竹需要考虑的重要因素, 尤其是当种源从温度且较高的地区栽植到低温地区, 这种因素就更加突出了, 各种源的抗寒性评分见表 6-30。

由表看出, 1) 漳州点不同地理种源的抗寒性得分差异不明显, 最高平均得分可以达到 5.00 分, 而最低的平均得分有 4 分, 不存在发生较严重冻害的得 2 分或 1 分的情况。这与漳州的气温在所观测的期间无明显的降温有关。此外, 本次种源试验林的地理种源均来自福建省内, 热量条件的地带差异较小, 漳州地处福建南部, 属于亚热带气候, 热量充足, 较少发生冻害。

表 6-30 不同种源绿竹抗寒性评分表  
Tab.6-30 The scores of resist-cold ability of different provenances

种源	重复数								均分
	1	2	3	4	5	6	7	8	
D1	5	5	5	5	5	5	5	5	5.00
D2	4	4	4	4	4	5	5	5	4.38
D3	5	5	4	5	5	5	4	5	4.75
D4	4	4	5	5	5	5	5	5	4.75
D5	4	5	5	4	4	4	5	5	4.50
D6	4	4	4	5	4	5	5	5	4.50
D7	3	5	5	5	5	4	4	4	4.38
D8	5	5	4	4	4	4	4	4	4.25
D9	5	5	5	4	4	5	5	4	4.40

2) 按得分值大小, 将各地理种源排序为: D1、D3、D4、D5、D6、D9、D2、D7、D8, 福安种源的相对抗寒性强, 但各个种源间分值都较为接近。

#### 6.3.4.4 绿竹地理种源的五级法综合评定

单一性状的五分评定法仅仅是对不同地理种源进行相对优劣的描述, 因此, 各个评价的结论可能存在片面性, 不具有综合性, 缺乏有效的说服力。不同性状在衡量种源优劣中所占的权重有很大的差异, 不同引种目的、不同生长时期、进行栽培的时间等都对各性状的权重产生影响, 因此, 在各个性状的评价中引入权重, 科学地分配不同性状的分值在总评价中的地位是十分重要的。

本研究综合各性状的权重比例, 具体分配如下: I 生长适宜性: II 笋产量时间均衡性: III 笋营养均衡性: IV 抗病性: V 抗虫性: VI 抗寒性=0.4: 0.15: 0.15: 0.1: 0.1: 0.1, 计算结果(表 6-31)。

表 6-31 绿竹地理种源综合评分值

Tab.6-31 The synthesis scores of different provenances

种源号										
性状	权重	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9
生长适宜性	0.40	1.85	1.75	1.50	1.55	1.80	1.65	1.55	1.70	1.85
笋产量时间均衡性	0.15	0.69	0.66	0.58	0.64	0.66	0.66	0.68	0.58	0.68
笋营养均衡性	0.15	0.73	0.64	0.64	0.60	0.71	0.64	0.69	0.64	0.73
抗病性	0.10	0.48	0.46	0.46	0.44	0.44	0.44	0.44	0.46	0.45
抗虫性	0.10	0.49	0.50	0.45	0.44	0.44	0.49	0.48	0.46	0.49
抗寒性	0.10	0.50	0.44	0.48	0.48	0.45	0.45	0.44	0.43	0.49
$\Sigma$	1.00	4.74	4.45	4.11	4.14	4.50	4.32	4.27	4.27	4.69

由表 6-31 可以看出, (1) 绿竹地理种源的分值加权计算的分值有较大的区分度, 与各种源的实际生长情况有着良好的对应关系。因此, 能够较客观地反映不同地理种源在生长适宜性、笋产量时间均衡性等方面的综合差异。

(2) 各种源所得分值按大小排序为: D1、D9、D5、D2、D6、D7、D8、D4、D3, 该排序与笋产量、光合速率及生物量等重要指标排序有很好的吻合性, D1、D9、D5、D2 等种源分别来自福安、尤溪、永泰、永春, 在笋产量和光合速率的分析中, 与其它种源相比, 三种源均有较强的优越性。通过该综合评价, 进一步说明 4 个种源在种源选择上有突出优势地位; D6、D7、D8 种源得分居中, 分值也很接近, 可以作为该次试验所选的各选种源; 得分最低分别为 D4、D3, 其中 D3 为漳州种源, 由此说明各地理种源的绿竹在漳州的生长适宜性均表现优于当地种源, 从另一方面也说明漳州适宜栽培绿竹, 是绿竹的中心产区。

### 6.3.5 多性状综合评价

对供试的绿竹地理种源进行选择,按照不同的经营目的选择优良的笋用种源或笋竹两用种源,是开展地理种源试验的最主要目标。根据历年对漳州试验点 9 个地理种源试验林的调查、测定的数据进行统计分析,综合考虑绿竹地理种源的生长量、适应性、营养成分等的遗传相关性状,在性状间方差、相关分析的基础上,对绿竹各生长的调查数据进行全面综合分析评价。

绿竹地理种源试验林调查分析数据,包括对地理种源的生长性状、适应性状、出笋特性等 13 个观测性状的遗传变异分析,考虑到环境的影响,综合评价时以单点试验林为单位进行选择。以漳州点为例,五级评定表分析表明漳州作为绿竹的中心产区,各地理种源在造林区域内均表现良好的生长适宜性、抗性等,因此根据绿竹经营目的要求,以产笋性能为主要考虑因素,选择种源间差异明显、具有代表性的 9 个观测性状,采用多元主成分综合评价方法,根据主成分得分值进行综合评判。

#### 6.3.5.1 性状指标的相关分析

将各项性状指标进行相关分析(表 6-32),由表可知,9 个性状指标间呈现不同的相关关系,经  $t$  检验,大多数可以达到极显著水平。其中,相关系数最高达 0.661(X4-X9),最低为-0.105(X8-X3);与产笋量(X9)相关的 8 个因子中,枝下高(X8)、标准枝盘数(X6)与 Y 呈负相关,其他因子均与 X9 呈正相关,以出笋数(X4)与 X9 相关性最密切( $r=0.661$ ),竹高(X3)和枝下高(X8)对 X9 的影响不显著,标准竹枝盘数(X6)对 X9 的影响达到显著水平。由此表明,标准枝叶面积大,光合效率高,同化作用强,则秆径大,植株高。而密度大,单株光合效率降低,枝盘数减少,影响笋产量。

表 6-32 主要性状相关系数  
Tab.6-32 Correlation coefficient of main characteristics

主要性状	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8
X2	0.212*							
X3	0.305**	0.666**						
X4	0.353**	0.406**	0.685**					
X5	-0.349**	-0.137	-0.167	0.482**				
X6	-0.427**	0.371**	0.716**	0.408**	-0.324**			
X7	0.596**	0.551**	0.328**	0.519**	-0.565**	-0.336**		
X8	0.258**	-0.318**	0.738**	0.251*	0.482**	-0.368**	0.238*	
X9	0.181	0.468**	0.128	0.661**	0.355**	-0.332**	0.267**	-0.105

注: X1—标准竹叶面积( $\text{cm}^2$ ); X2—胸径( $\text{cm}$ ); X3—竹高( $\text{m}$ ); X4—出笋数(个/ $\text{hm}^2$ ); X5—密度(株/ $\text{hm}^2$ ); X6—标准竹枝盘数; X7—光合效率( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ); X8—枝下高( $\text{m}$ ); X9—产笋量( $\text{kg}/\text{hm}^2$ );  
 $r_{0.05}(138)=0.195$ ;  $r_{0.01}(138)=0.254$

### 6.3.5.2 优良地理种源分析与评价

将绿竹枝叶性状、出笋性状等 9 个数量性状进行综合因子分析。利用 DPS 处理软件, 得方差贡献率 (表 6-33)。

表 6-33 方差贡献率

No	特征值	百分率%	累计百分率%
1	3.5639	39.5990	39.5990
2	2.3353	25.9476	65.5466
3	1.5106	16.7849	82.3315
4	0.7639	8.4878	90.8192
5	0.4922	5.4693	96.2885
6	0.2204	2.4494	98.7379
7	0.1111	1.2340	99.9719
8	0.0025	0.0281	100.0000

由表 6-33 得出, 前 4 个主分量的累计贡献率达 90.819%, 为了排除作用小而干扰大的综合指标, 提高结果的精确性, 一般选择累积贡献率达 85% 为阈值选取主成分, 因此利用前 4 个主成分的指数系数进行综合指数评定种源, 其中第一主分量占信息总量的 39.599%, 贡献率最大。

表 6-34 特征根的特征向量矩阵

Tab.6-34 The eigenvector matrix of latent root

特征向量	主成分							
	Y1	Y2	Y3	Y4	Y5	Y6	Y7	Y8
X1	0.4958	0.0229	-0.0212	-0.2646	0.2054	0.3808	-0.3679	-0.5330
X2	0.2038	0.3740	0.3567	0.4773	0.4985	-0.4071	0.0348	-0.2065
X3	-0.3257	0.3794	-0.1171	-0.4289	0.4663	0.2700	0.1205	-0.0373
X4	-0.1939	0.4504	0.4033	0.1241	-0.4203	0.2350	-0.5676	0.0852
X5	-0.3462	0.2414	-0.3638	0.4886	0.1710	0.4218	0.0874	0.0194
X6	0.3449	0.4157	-0.0751	0.0577	-0.4850	0.1635	0.5975	-0.2442
X7	0.3907	0.4039	-0.0515	-0.2844	0.1177	-0.0771	-0.0088	0.6893
X8	-0.0298	-0.2454	0.7201	-0.0385	0.1474	0.4518	0.3794	0.1531
X9	0.4203	-0.2417	-0.1918	0.4224	0.1234	0.3827	-0.1346	0.3257

由表 6-34, 特征向量矩阵分析结果得, Y1-Y4 的构成其各个分量有正有负, 即各性状因子产生正效应, 也产生负效应。第 1 主成分 Y1 的贡献率 39.60%, 其中除 X2、X4、X8 系数较小外, 其他系数均在 0.3257-0.4958 之间, 说明第 1 主成分是叶片性状、产量性状的综合反映; 第 2 主成分的贡献率为 25.95%, X4、X6、X7 的系数最大, 其综合反映的是出笋数、标准枝盘数、光合效率等综合状况; 第 3 主成分的贡献率为

16.787%，X8 有最大系数 0.7201，反映着对前 2 个主分 X8 的补充；第 4 主成分的贡献率为 8.487%，X5 有最大系数 0.4886，反映着对前 3 个主分 X5 的补充。由此说明，叶面积指数（X1）、产笋量（X9）的贡献最大，枝下高（X8）的贡献最小。各主成分的线性组合矩阵如下：

	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9
Z1	0.4958	0.2038	-0.3257	-0.1939	-0.3462	0.3449	0.3907	0.4203	-0.0298
Z2	0.0229	0.3740	0.3794	0.4504	0.2414	0.4157	0.4039	-0.2417	-0.2454
Z3	-0.0212	0.3567	-0.1171	0.4033	-0.3638	-0.0751	-0.0515	-0.1918	0.7201
Z4	-0.2646	0.4773	-0.4289	0.1241	0.4886	0.0577	-0.2844	0.4224	-0.0385

因此，根据主成分的定义，以最少的信息丢失，计算综合得分值，求得 9 个绿竹地理种源的 4 个主成分得分 Y1-Y4 以及综合得分值 F（综合判断 =  $a_1Y_1+a_2Y_2+a_3Y_3+a_4Y_4$ ），见表 6-35。

表 6-35 主成分得分及综合得分  
Tab.6-35 the scores of main component and synthesis

种源	Y(i,1)	Y(i,2)	Y(i,3)	Y(i,4)	Y(i,5)	Y(i,6)	Y(i,7)	Y(i,8)	综合得分	排序
D1	2.4270	1.4201	-1.1079	0.5634	-0.0290	0.5737	-0.1887	0.0786	1.202	1
D2	2.4461	0.4644	0.0123	0.0462	-0.3715	-0.8832	0.5156	0.0058	1.06	2
D3	1.0462	-2.6885	-0.2425	0.7948	-0.7961	-0.0521	-0.4161	-0.0470	-0.307	7
D4	-3.2747	0.4479	-2.3441	0.5574	0.3886	-0.3417	0.0184	-0.0074	-1.514	9
D5	-0.4588	-0.5825	1.6434	-0.1831	1.0568	-0.4922	-0.4025	0.0537	-0.032	6
D6	-0.7676	0.4581	1.6422	1.4091	0.4103	0.4998	0.3748	-0.0396	0.249	4
D7	-1.3542	2.5978	0.9385	-0.7481	-1.0325	-0.0240	-0.2924	-0.0294	0.171	5
D8	-1.7272	-2.0119	0.1702	-1.0489	-0.5500	0.4035	0.3690	0.0594	-1.282	8
D9	1.6633	-0.1055	-0.7121	-1.3908	0.9235	0.3162	0.0220	-0.0740	0.452	3

### 6.3.5.3 地理种源聚类分析

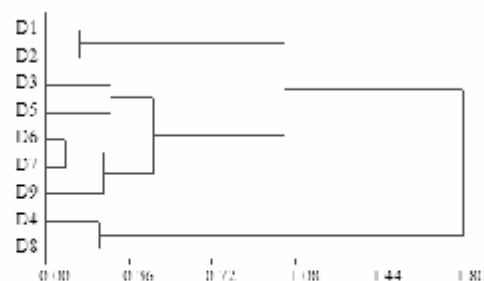


图 6-2 聚类分析图

Fig.6-2 Clustering analysis graph

对主成分分析的综合得分  $F$  值进行聚类分析,以欧氏距离为衡量上样间差异的指标,采用类平均法(UPGMA)综合得分进行系统聚类,得结果如图 6-2 所示。依据综合得分值,漳州点各地理种源的排序为:D1、D2、D9、D6、D7、D5、D3、D8、D4。综合分析结果表明,综合评定值最大值为 D1(诏安),表现最好,D4(永安)值最小,其中前 7 位地理种源综合评定值大于 D3(本地种源)的评定值,表明供试种源在漳州点的引种成功,综合性状都表现良好,可用为引种首先入选的种源考虑。聚类分析结果表明,第 1 类种源:D1(诏安)、D2(永春),各性状均表现优良,属营造区域内最佳种源;第 2 类种源 D3、D5(永泰)、D6(漳平)、D7(龙岩)、D9,其中 4 个种源各性状表现稍优于 D3,属较优良种源;第 3 类种源:D4、D8(南靖)的生长、出笋性状稍低于 D3。

#### 6.3.5.4 优良种源选择效益评定

由于绿竹地理种源之间的表型性状存在着不同程度的差异,且性状的重复力较高,因此,地理种源选择能够获得较大的遗传增益。以各地理种源的各性状平均值为对照,将实际增益作为评定的依据,选择强度为 1/2,主要考虑优良笋材兼用种源单支笋重、笋地径及产笋量,以及单株秆重等性状指标。根据试验结果,漳州点选出优良笋材兼用的优良种源有:D1、D2、D9、D6、D7、D5,各种源平均遗传增益中单支笋重达 31.92%、笋地径达 11.85%、产笋量的平均增益达 10.70%、单株秆重遗传增益 13.06%、地上部分生长量为 11.61%、丛新竹数 15.24%,其中以单支笋重的增益最大,产笋量的增益最小,但主要产量性状的增益值均大于 10%。

表 6-36 入选种源主要产量性状的实际效益/%

Tab.6-36 The fact plus of main yield characteristics of super provenances

优良种源	单支笋重	笋地径	产笋量	单株秆重	地上部分生物量	丛新竹数
D1	39.62	17.83	14.67	16.08	14.11	10.83
D2	35.74	12.86	12.98	15.80	11.89	13.18
D9	33.32	14.53	10.35	13.64	14.33	16.11
D6	29.83	8.85	11.46	12.44	10.76	20.32
D7	27.56	7.35	7.48	10.87	9.35	18.34
D5	25.17	9.66	7.23	9.53	9.21	12.65
平均	31.92	11.85	10.70	13.06	11.61	15.24

注:实际增益为各性状表型值与平均值相比的增益。

#### 6.3.5.5 种源内优良单丛竹的选择

研究表明,绿竹种源生长与出笋量的变异是属于变异来源多层次的渐变倾群变异类型。种源内个体的变异量也达到显著水平,为充分利用地理种源、个体间的差异,本研究在种源选择的基础上进一步进行优良单丛竹选择的联合选择策略,以获得种源和单丛竹两个层次的遗传效应。在每 9 个绿竹地理种源中,各取 30-35 个单丛分析。



(1) 地理种源内的变异基础

前期的研究表明,种源内的胸径、竹高、出笋量等性状在不同单丛竹之间均有差异,且变异系数较大,单丛竹间生产性状分化比较明显(表 6-37)。为了探讨绿竹种源内个体生长的变异,对漳州点的供试种源调查 5a 生竹高、胸径、出笋数,进行统计分析。以期通过优良单株(单丛)的选择可获得更大的遗传增益。

由表可知,漳州点各单丛竹的丛出笋数变异系数最大,为 29.7%;竹高的变异系数为 12.5%,居中;胸径变异系数最小仅为 5.6%。

表 6-37 5 年生单丛竹性状的平均值及变异分析

Tab.6-37 The average values and variation of characteristics from 5 year-old single-cluster

单丛林间	平均值	范围	变异系数
竹高/m	9.5	5.0-12.0	12.5
胸径/cm	8.6	7.0-10.4	5.6
丛出笋数/个	22.4	10-29	29.7

表 6-38 漳州点入选单丛竹的性状实际增益%

Tab.6-38 Fact plus of characteristics with single-cluster in zhangzhou site

排名	单丛编号 (种编号-单丛号)	AG		
		竹高	胸径	出笋数
1	D2-6	28.2	21.41	45.17
2	D7-9	30.45	11.59	43.5
3	D3-10	27.67	14.27	39.33
4	D5-11	27.27	8.02	43.5
5	D3-12	28.33	6.24	42.67
6	D5-13	28.6	7.13	46
7	D1-5	27.67	7.13	21
8	D9-4	16.81	9.81	17.67
9	D9-13	14.16	1.77	23.5
10	D3-17	29.39	0.88	34.33
11	D4-12	19.84	5.92	34.29
12	D2-11	14.69	7.13	33.5
13	D1-16	12.7	2.66	39.33
14	D1-18	11.51	3.56	29.33
15	D2-3	10.85	4.45	45.17
16	D6-12	13.23	3.56	27.67
17	D7-10	14.29	3.56	31.08
18	D7-12	14.69	-0.91	42.67
19	D4-8	17.87	1.77	31.83
20	D8-5	15.22	4.45	20.17
	平均值	20.2	6.2	34.6

注: AG/与单丛竹平均数相比较的实际增益

## (2) 地理种源内优良单丛竹的选择

利用多性状的综合指数分析,对参试的所有单丛竹的竹高、胸径、丛出笋数的主成分分析,从中选择综合指数最大的前 20 名,分析入选单丛竹的实际效益值。结果列于表 6-38。

由表分析表明,入选的优良单丛主要产量性状都有程度不同的增益,平均实际增益竹高为 20.2%,胸径为 6.2%,丛出笋数为 34.6%。入选的单丛号中,每个种源均有入选号,优良种源中优良单丛的入选丛号稍高于一般种源,其中 D1 有 3 个、D2 有 3 个、D3 有 5 个、D4 有 2 个、D5 有 2 个、D6 有 1 个、D7 有 3 个、D8 有 5 个、D9 有 2 个,以上单丛竹的种源表现均良好,以单丛号 D2-6 为例,竹高、胸径、丛出笋数的实际增益分别为 28.2%、21.41%、45.17%,即表现丛出笋能力(数量与质量)明显高于竹丛;此外 D7-12 号,胸径出现负值,但其出笋数增益较大,即其出笋能力表现出数量的明显增多。因此,通过优良单丛竹的选择,能够显著提高绿竹选择的现实增益。

## 6.4 小结

### 6.4.1 生长性状分析

绿竹地理种源在漳州、福安点的造林成活率差异幅度较大,差异达显著水平。福安、漳州试点造林种源平均成活率分别为 69.9%、87.4%,各种源当年平均出笋率为 99.2%与 97.9%;当年平均发笋为 2.5 个/丛与 2.6 个/丛。2 试验点地理种源成活率不同排序顺序反映了各地理种源对试验点的适应程度有所不同,D1(福安)、D9(尤溪)种源在 2 试验点表现均良好;D1(福安)、D2(永春)、D3(漳州)种源在漳州点试验地的造林效果均表现较好,福安点部分地理种源的造林成活率低可能与长途运输,竹苗部分失水影响造林成活率有关,有待进一步分析。

出笋物候研究表明:不同种源绿竹的出笋期一般从 5 月中上旬到 11 月上旬终止,出笋盛期在 7 月上旬到 8 月上旬之间;多数种源在节令基本相同,少数种源在提早 10 天左右出笋,出笋较早的种源,结束期也提前。出笋盛期以 D1、D4(永安)种源的比率最高(大于 70%),分析其因,与引种地温度和地理种源遗传特性有关;D3 种源的出笋量分布相对较为分散,说明其在原产地表现出稳定的出笋性能。用 Logistic 方程来描述自不同地理种源绿竹笋—幼竹的高生长过程,拟合效果较好,初步分析得优良地理种源为 D1、D9、D2。

绿竹地理种源之间高径生长差异极为显著,平均竹高生长在幼林期各年份方差分析 F 值大于 2.92,平均生长量最大值为 1.6m,出现在造林第 4 年,其增长量最小值为造林第 2 年,但各年度差异不大;成林期的 F 值逐年减小,但差异仍达显著水平,各年度广义遗传力分别为 0.7512、0.7015、0.7416。随着造林年份的增长,幼林期的竹林胸径生长也逐年增大,种源间径生长差异各年均达显著水平,成林期遗传力分别

为 0.7268、0.7701、0.7835，达中等强度，表明成林期胸径生长的广义遗传力已保持稳定水平。

以笋用为主的绿竹，每亩产笋量以及连年的稳定性是衡量竹林丰产的重要指标。绿竹不同地理种源单位面积笋产量的稳定程度不同，幼林期各地理种源的稳定系数变幅为-0.4438~0.5520，种源间变异系数变幅 0.1426~0.3667，组内变异系数变幅 0.1962~0.3862，即表明绿竹各地块种源单位面积笋产量的稳定性较差，其中 D3 的稳定最高（0.5520）表现出当地种源良好的出笋稳定性，D1 的稳定性较差，与部分竹丛开花有关，其开花原因有待进一步研究。成林期 3a 各地理种源的稳定系数变幅在 0.3905~0.5617，种源间变异系数为 0.1235~0.2532，组内变异系数为 0.1975~0.3874，组内变异系数大于组间的变异，表明组内不同竹丛间产笋量存在较大差异，这为今后优良单丛竹的选择提供了理论基础。稳定性大小依次为 D2、D3、D1、D5、D7、D9、D6、D4、D8。总体而言，随着竹林郁闭成林后，各种源的笋产量逐步趋向稳定。

进一步对竹林不同时期各性状处理间的差异分析，结果表明种源之间的显著性逐渐增强，就新造竹林而言，需要一个生理的恢复期和生长适应过程。不同生长性状指标对环境作出反应的灵敏程度有所不同，各生长因子 F 值变幅 2.01~25.67，发笋数的变异系数最大（57.1%），标准枝叶片数的变异系数居第二（49.2%）。到了成林期，同一性状在不同年份也存在差异，总的变化趋势为同一性状 F 值逐年的变化较小，各生长因子 F 值仍然变幅较大（3.45~13.44）。

#### 6.4.2 叶片特性分析

应用二次抛物线模型来描述叶面积指数与产笋量的关系，R 值均为 0.75 以上，效果较好。种源产笋量极大值高，说明种源既可以充分利用太阳能，又可以有效地将太阳能转化为生物能，提高产笋量。在外观上，竹林叶色深绿，叶片大而厚，枝干粗壮，笋体粗大且数量较多，可以顺利繁育后代，且在有些性状上得到加强。相反，种源产笋量的极大值较小，说明该种源利用太阳能的能力也较强，但将太阳能转化为生物能的效率不高，表现为竹秆枝叶过多，出笋量少，林分更新能力较弱。方程拟合后产笋量极大值的为 D1 号种源，其极大值可达到 9384.45kg·hm<sup>-2</sup>，对应的叶面积指数为 11.16，其次是 D5 和 D6 种源；表现较差为 D4 种源，产笋量极大值仅为 5406.45 kg·hm<sup>-2</sup>，叶面积指数为 6.56，属一般适宜的地理种源。此外，平均丛叶面积随平均肩径的变化规律的分析结果也基本相似，D1、D2、D4 种源叶面积总体呈上升趋势，叶面积绝对值高于其它种源，说明这些种源长势良好；D8 种源变化幅度较大，在肩径生长增加到一定值时，叶面积指标减小。

叶绿素 a 和叶绿素 b 的峰值出现在 6 月 5 日前后，而后一路走低，直到 12 月上旬。11 月~12 月叶绿素 a、b 的含量没有太大的变化。地理种源光合速率年变化两个峰值分别在 4 月下旬~5 月上旬和 7 月下旬~8 月初。暗呼吸速率最大值均出现在 4 月下旬~5 月上旬，6 月~7 月出现低值。同暗呼吸速率相比，光呼吸的速率要远大于前者，

多数种源在漳州均表现出良好的光合速率。

#### 6.4.3 遗传参数分析

遗传参数计算分析,造林3年后9个地理种源不同性状的遗传增益大部分为正值,各种源在漳州均生长良好,漳州是绿竹生长适宜区。其中,D1、D2和D9号种源的各项性状在不同地理种源中均位于前列,在试验区域内可获得更大的增益值,以D1、D9种源X1性状(出笋数)、X2性状(单位面积笋产量)的平均遗传增益AG达到42%以上,由此说明D9、D1、D2种源在漳州有较大的遗传潜力与推广前景。D4种源的B性状、D性状、S性状的 $\Delta G(CK)$ , $\Delta G$ 为负值,即性状出现负增益,即在试验区域内其生长潜力未能超过其对照,生长优势不明显,由此也影响对该种源的选择,属于不推荐大面积推广的种源。

#### 6.4.4 五分法评定法分析

应用“五级评分法”,可快速地区分不同地理种源的相对优劣性,在可供选择的样品确定的前提下,可以从中选择出目标品种,而不必逐一分析某一品种的具体特性,是相对简便易操作的方法。可为对林业生产实践提供较高的参考价值,为绿竹的永续利用及品种改良提供了必要的理论依据。

生长适宜性分析,地理种源排序依次为:(D1、D2、D9)、D5、D8、D6、(D4、D7、D3),其中得分值相同的有D1、D2、D9,均为4.63分,和D4、D7、D3,均为3.88分,D3为原产地种源,由此表明各地地理种源引种到漳州均表现出良好的生长适宜性。

产笋量的时间均衡性分析,地理种源的得分排序:D1、(D3、D9)、(D2、D5、D6)、D4、(D7、D8),其中D1分值4.63,D7、D9值为4.5,表明各种地理种源出笋时间较为均匀合适。

笋的营养均衡性分析表明,各种源笋的营养均衡性总体上是比较好的,在所设定的不同时间段内起伏较小。评分值大小顺序:(D1、D9)、D6、D5、(D2、D3)、D7、(D4、D8),其中D1、D9均分值4.88。

抗性分析中,不同地理种源之间的抗病性、抗虫性、抗寒性差异不明显,可能漳州试点的气候环境条件有关。

各种源所得分值按大小排序为:D1、D9、D5、D2、D6、D7、D8、D4、D3,排序结果与笋产量、光合速率及生物量等主要产量性状、生理性状等指标排序有良好的吻合性,D1、D9、D5、D2等种源分别来自福安、尤溪、永泰、永春,在笋产量和光合速率的分析中,与其它种源相比,三种源均有较强的优越性。通过该综合评价,进一步说明4个种源在种源选择上有突出优势地位,可做为第1类群优良种源;D6、D7、D8种源得分居中,分值也很接近,可以作为该次试验所选的适宜种源,属第2类群种源;得分最低分别为D4、D3,处于第3类群集团,较适宜于营造区域生长,

可归为一般种源。由于 D3 为漳州当地种源，由此说明各地理种源的绿竹在漳州的生长适宜性均表现优于当地种源，从另一方面也说明漳州适宜栽培绿竹，是绿竹的中心产区。

#### 6.4.5 多性状主成分分析

优良地理种源多性状的选择，首先需要确定与选育目标相关的目标性状，影响多性状综合选择的主要因素是每个选择性状的遗传力，性状间的相关性和经济重要性。各性状之间也存在一定的相关性。主成分分析是对地理种源试验的供试种源主要性状进行综合评述的量化分析，使地理种源选择更趋于合理。在进行综合性状遗传值分析之前，需对种源各性状权衡取舍。

首先研究的性状指标相关性分析，9 个性状指标间呈现不同相关关系，经  $r$  检验，大多数可以达到极显著水平。结果表明，标准枝叶面积大，光合效率高，同化作用强，则胸径大，植株高。而密度大，单株光合效率降低，枝盘数减少，影响笋产量。

运用主成分分析的综合得分值，各地理种源的排序为：D1、D2、D9、D6、D7、D5、D3、D8、D4。结果表明，综合评定值最大值为 D1（福安），表现最好，D4（永安）值最小，表明大部分参试种源在漳州点的引种均成功，综合性状都表现良好。聚类分析结果表明，第 1 类种源：D1、D2，各性状均表现优良，属营造区域内最佳种源；第 2 类种源 D3、D5、D6、D7、D9，各性状表现稍优于当地种源，属较优良种源；第 3 类种源：D4、D8 的生长、出笋性状稍低于当地种源。

研究表明，绿竹地理种源之间的表型性状存在着不同程度的差异，且性状的重复力很高，因此，各地理种源的选择能够获得较大的现实增益。以培育优良笋材兼用的地理种源的 6 个主要产量性状分析，入选种源：D1、D2、D9、D6、D7、D5，其产量性状的平均遗传增益值均大于 10%，其中以单支笋重的增益最大，产笋量的增益最小。入选的优良单丛主要产量性状都有程度不同的增益，平均实际增益竹高为 20.2%，胸径为 6.2%，丛出笋数为 34.6%。选择优良单丛竹可为绿竹无性系的推广提供充分的材料，同时在遗传上能够保持最大可能的遗传增益，对绿竹生产实践具有十分重要的意义。



## 7 讨论与结论

本研究首先从绿竹种质资源调查着手,通过形态标记、生理标记、分子标记 3 个水平上探讨绿竹的遗传多样性;在系统分析绿竹遗传变异的基础上,利用现有资源开展地理种源试验,开展不同地理种源的生长性状、生理生态特性、产笋性能等多方面的分析,采用 2 种综合分析法评价绿竹地理种源,从地理种源与单丛竹 2 个层次联合选择,筛选出优良性状的材料,为绿竹种质资源合理保护与利用,为引种栽培与遗传改良提供理论依据和实践材料。

### 7.1 讨论

#### 7.1.1 绿竹种质资源的保护与利用

评价种质资源的遗传多样性是种质资源保护和利用的重要组成部分,它对育种改良有着重要作用。绿竹遗传改良的主要问题是无性生殖率低,由于其开花具有不确定性因素,在良种选育方面的研究较为缓慢,仅仅局限于一些引种栽培、种间杂交的研究。作为一种被广泛栽培的竹种,绿竹野生资源的调查与收集工作十分困难,而绿竹开花后较低的结果率、发芽率,不可避免的结果就是遗传多样性的降低,基因流失,因此绿竹种质资源的保护应该引起足够的重视,对其遗传变异深入研究将会对其保护和利用起到至关重要的作用。

绿竹在我国南方的分布区域较广泛,南方地势多变,其生境条件也多样,表型呈现出一定的多样性变化,特别是一些优良表现性状,如高繁殖能力、抗逆性、抗病虫能力、适应环境能力等,是今后人们改良利用、创造新品种的重要物质基础,因此开展绿竹资源的调查与收集,深入研究其分布特征与规律,掌握种源间个体间的遗传变异,系统揭示绿竹性状遗传变异程度及核心遗传变异分布中心,逐步建立和完善绿竹种质资源库,建立信息共享平台,可以为绿竹种质资源的保护开发、核心种质资源的构建、新品种系的选育提供优异材料和理论依据。

#### 7.1.2 绿竹资源表型和分子水平的变异

表型多样性研究是目前种质资源开展研究的重要内容,也是物种遗传多样性研究的重要组成部分。研究指出,表型变异是基因组的遗传变异与环境适应修飾的结果。对其研究不仅对了解群体遗传变异的大小,而且有助于了解生物适应性和进化的方式、机制及其影响因素。

本研究结果表明,绿竹资源分布与其所处的地理环境密切相关,种质资源的变异具有相对一致性,表型聚类分析也说明了在不同区域内各地绿竹形成不同的大类群,相对而言,在地形气候条件相对接近的区域,其栽培表现较为一致,所以其生长、品质特征也较接近,但在绿竹自然分布区域内,不同产地绿竹表现出多性状的



变异是存在的,是与产地自然环境相适应的,相关分析显示,各地竹笋营养成分与产地的地理区域关系并不显著,但区域的差异对绿竹笋品质仍然存在不同程度的影响。分析得出,影响绿竹生存、生长、产量和品质的因素主要有遗传因素、气候要素、土壤要素、栽培要素等,研究分析结果符合生物进化的原理。

绿竹的表型变异分析显示不同产地绿竹的植物学表型特征存在广泛变异,表型的分化较为丰富,因此表型上具有一定的遗传多样性。表型变异应有其自身的遗传基础,表型变异大,则存在的遗传变异可能性也大。12个产地绿竹形态特征、笋营养成分存在着变异,各性状之间存在着不同程度的差异性与相关性,如叶片性状、高、径生长等指标与引种适应性和生产性能相关,可作为种源评价与选择的重要分析指标。典型相关分析进一步说明笋营养成分与土壤养分指标有一定的关联。此外,取样的绿竹林分的栽培技术、管理水平等也可能造成一定的影响,今后将多角度探讨外界因素对表型与品质的影响。

通过 AFLP 与 EST-SSR 标记技术对 23 个样品基因组 DNA 分析,能够鉴别出 2 个近缘种,但由于所选用 AFLP 选择性引物对较少,而 EST 序列具有较高保守性,因此,2 种标记目前完成的扩增结果还未有差异性的条带。

### 7.1.3 绿竹生长生理生态特性的地理变异

不同地理种源间遗传差异是存在的,表现出具有不同的生长性状、出笋物候期、叶片特性、越冬特性、适应性、抗性等方面,而且主成分分析也显示不同地理种源之间具有较明显的分散度,不同的经纬度表现出不同的地理差异,存在生长的最近宜区和最近宜带。绿竹地理种源的地理变异分析表明,各性状指标均受中等偏强的广义遗传力控制,具有较好的遗传改良潜力。以漳州试验点为例,9 个供试种源在幼林期与成林期的高径生长指标差异明显,具有中等偏强的重复力,各地理种源间单位面积笋产量的稳定程度存在差异,从总体而言,随着竹林郁闭成林后,各种源的高径生长和笋产量均逐步趋向稳定。

生理生态学研究表明,地理种源的光合特性、蒸腾呼吸特性、叶绿素荧光特性以及叶绿素含量的差异是明显的,但各指标内地源种源的排序有所不同。绿竹越冬生理分析反映出抵抗低温能力强的种源其原产地纬度更低,即地理种源越冬能力的差异形成与长期适应原产地特殊的气候环境有关。

通过三个水平(表型、分子、生理)的遗传标记方法分析绿竹资源是互相补充的,各层次的遗传多样性检测方法有其特定的研究意义,通过多角度研究表明,绿竹的遗传多样性是丰富的,这为优良地理种源的研究提供了基础。

### 7.1.4 绿竹地理种源/单丛竹的选择

对于以无性繁殖为主的绿竹而言,目前遗传改良最直接、最有效的方法应是地理种源试验与选择。根据研究与生产实践的需求,分别构建 2 种绿竹地理种源评价体系,

五分评定法以生长适宜性、出笋均衡性、抗病虫、抗寒性等为主要评价指标,多性状主成分分析以产笋性状、叶片性状、生长性状等差异显著的性状为主要评价指标。2种评价方法对供试种源的综合评价结果基本一致。

研究表明,绿竹地理种源的生物学、生态学特性变异应是属于变异来源多层次的渐变类型,这种变异不仅存在于地理种源之间,而且在种源内个体的遗传差异也达到显著水平,因此在制定绿竹遗传改良方案时,应该首先从在地理种源选择入手,结合优良单丛竹选择的联合选择策略,从地理种源和单丛竹两个层次来获得更多可能的遗传增益,进一步优良单丛竹的选择与利用,它也为今后人工育种提供有力基础。

## 7.2 主要结论

通过表型、分子、生理等三个水平的研究表明,绿竹资源具有较为丰富的遗传多样性,是基因与环境互作的结果,同时各性状广义遗传力(重复力)属中等偏强。

12个主要形态学性状的变异系数为5.5-27.2%,表明不同产地绿竹、不同性状之间存在差异,其中枝下高、叶片长、叶片宽、胸径、竹高等变异系数大于10%;竹高、枝下高分别与叶长、叶宽的相关性达显著极显著水平,叶长、节数与竹高也具有显著相关性,这些性状也是衡量绿竹生产性能和适应性的重要形态指标。聚类图表明各地绿竹生长性状、养分指标呈现自一定地域性差异,典型相关分析进一步反映笋营养成分与土壤养分指标的关联性。

通过实验初步建立了 AFLP 体系,选用的 20 对选择性引物组合通过该体系对 23 个样品扩增,银染后得到较清晰的条带,并明显区分出 2 个近缘种,但绿竹样品之间扩增产物尚未检测出差异性条带。

对 GenBank 中绿竹 EST 数据库中的序列分析设计出 16 对引物,完成 5 对引物的 PCR 产物测序,含有预测的 SSR 位点,2 对引物在 24 个样品中扩增产物没有位点的多态性,3 对引物扩增的位点在广州绿竹、乌脚绿竹和苦绿竹样品中有多态性。

在自然降温过程中,温州、福安、尤溪、漳州等地理种源的保护酶活性、可溶性蛋白与可溶性糖含量、叶绿素含量及叶绿素荧光参数值发生不同程度的变化,温州绿竹各项抗寒生理指标明显强于其他绿竹,各地绿竹种源的抗寒能力差异与其原产地所处气候带相符合。

绿竹地理种源的生物学生态学基础研究表明,不同地理种源间遗传差异是存在的,表现出具有不同的生长习性、出笋物候期、光合特性及生态适应性等,但地理种源之间各指标的排序有所不同,而且主成分分析也显示不同地理种源具有较明显的分散度。随着竹林郁闭成林后,各种源的高径生长和笋产量均逐步趋向稳定,以笋产量为主导的绿竹林分,单位面积笋产量的稳定性大小依次:D2(永春)、D3(漳州)、D1(福安)、D5(永泰)、D7(龙岩)、D9(尤溪)、D6(漳平)、D4(永安)、D8(南靖)。

应用五级评定法分析所有地理种源的生态适应性、产笋性能,这些指标也是评价种源的重要目标;运用主成分分析对9个主要产量性状综合评价,筛选出了适合在福建省中、南亚热带栽培的优良绿竹种源,入选种源的平均现实增益在6.2%-34.6%之间。对参试的所有单丛竹的竹高、胸径、丛出笋数的主成分分析,入选的优良单丛主要产量性状都有程度不同的增益,平均实际增益竹高为20.2%,胸径为6.2%,丛出笋数为34.6%。

### 7.3 主要创新点

(1) 本研究率先在全国开展绿竹地理种源试验研究,建立首个绿竹种质资源库,筛选出福安、尤溪、永春、永泰等地理种源,所得结论为绿竹优良地理种源进一步推广与应用提供理论依据。

(2) 首次在国内利用 AFLP 分子标记与 TTS-SSR 技术研究绿竹的遗传多样性,建立了绿竹 AFLP 优化体系,以近缘种为对照,为绿竹属竹种分类鉴定提供分子生物学基础。

### 7.4 研究展望

绿竹开发前景是十分广阔的,目前在福建、浙江有大面积集中栽培,但品系混杂、产量参差较大,因此绿竹种质资源的鉴定、良种选育和丰产栽培技术等许多研究工作需同步开展;还有许多生产技术问题尚未得到解决。近年绿竹研究仍为应用性方面,其分子遗传学、群体遗传学等研究基础仍然薄弱。为此就我国绿竹研究提出几点设想:

(1) 开展绿竹种质资源收集与保存,建立种质资源基因库,为进一步开展绿竹遗传改良提供良好的基础与研究前提。

(2) 完善实施分类经营与定向培育关键技术的研究,合理区划,实现适地适竹适种源。种源选择应注重多性状的遗传改良,生长性状、笋品质、材性、抗性以及适应性等优异性状的选育,可为提高绿竹丰产栽培技术打下坚实的基础。

(3) 开展竹笋保鲜、竹材加工、加工剩余物利用等新技术新产品的研究探讨,提高绿竹经济附加值,走可持续发展之路。

(4) 将常规方法与现代生物技术相结合,开展种内、种间杂交以及分子辅助遗传育种研究,实现种质创新育种。

结合前期研究结果,笔者将在下一步研究计划中继续深入开展绿竹种质资源保护和利用:1) 充分利用现有试验林,继续对各地理种源生长性状、笋材质量、抗逆性、适应性等性状调查分析,同时在更大范围收集绿竹资源,科学评价绿竹的遗传多样性,合理制定种质资源的保护策略;2) 将本研究所选育的优良地理种源与优良单丛只是一个开端,所选择出优良品质绿竹,还需进一步开展区域试验和推广研究,以获得稳定优良品质的绿竹材料。

## 参考文献

- [1]《福建植物志》编写组编写.福建植物志(第三卷)[M].福建:福建科技出版社,1987.
- [2]《中国植被》编委会.中国植被[M].北京:中国林业出版社,1980.
- [3]蔡伟国,张济和.北京植物园的抗寒竹种[J].竹子研究汇刊,1989,(2):35-38.
- [4]柴雪岸,蔡全法,等.舟山海岛引种绿竹试验初报[J].浙江林业科技,2002,22(2):32-35.
- [5]陈成华.绿竹生物带防火效能试验及应用研究[J].林业科技开发,2003,17(1):28-31.
- [6]陈存及,范辉华等.毛竹种源地理变异规律及选择的研究[J].竹子研究汇刊,2001,20(3):20-28.
- [7]陈存及,黄儒珠.毛竹种源春笋与营养成分分析研究[J].竹子研究汇刊,1999,18(1):6-11.
- [8]陈大霞,司马杨虎,赵爱春,等.温度对 AFLP 银染检测的影响[J].农业通报,2003,3 (1):1-4.
- [9]陈恩河.麻(绿)竹笋品质存在的问题与应对措施[J].广西热带农业,2004(2):31-32.
- [10]陈杰中,徐立峰.低温对香蕉叶片中蛋白质及脂氨酸的影响[J].华南农业大学学报,1999,2(3):54-58.
- [11]陈礼光,姚庆端,等.沿海沙地新造绿竹林生物量结构[J].福建林学院学报,2002,22(3):249-252.
- [12]陈灵芝,马克平.生物多样性研究的现状与技术[M].上海:上海技术出版社,2001.
- [13]陈明木,陈绍军,庞杰,等.涂膜对绿竹笋纤维化及保鲜效果的影响[J].山地农业生物学报,2003(3):87-89.
- [14]陈守良,徐克学,等.中国散生竹的数量分类和分类等级的探讨[J].植物分类学报,1983,21(2):113-119.
- [15]陈淑华,刘章权,王鹏.浙江绿竹固土护岸生态效益研究[J].亚热带水土保持,2005,17(2):11-16.
- [16]陈双林,陈长远,王维辉,等.绿竹笋芽提前萌发促成技术研究[J].西南林学院学报,2004,24(3):17-20.
- [17]陈双林,杨诗平,陈长远,等.绿竹笋用林林分结构与经济性状关系研究[J].四川农业大学学报,2005,23(1):75-79.
- [18]陈武彬,颜仕峰.生长调节剂在绿竹打捆育苗中的作用研究[J].福建林业科技,2000,27(3):75-76,83.
- [19]陈秀梅.南平地区竹类害虫危害绿竹防治试验[J].福建林学院学报,2001,21(3):241-244.
- [20]陈贻竹,李晓萍,夏雁,等.叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J].热带亚热带植物学报,1995,3(4):79-86.
- [21]陈贻竹,刘鸿亮,郭俊彦,等.叶绿素荧光估价水稻的耐冷力[J].中国科学院华南植物研究所集刊,1990,6:122-131.
- [22]陈余钊,林峰,吴一宏,等.浙南地区的绿竹笋用林丰产高效栽培技术[J].竹子研究汇刊,2003,22(4):25-29.
- [23]程晓阳,方乐金,詹鸿章,等.立地条件对毛竹实生林生长发育影响的研究[J].世界竹藤通讯,2004,2(4):26-27.
- [24]丁振昌,邢禹贤,马红,等.低温胁迫下黄瓜嫁接苗和白根苗内源激素的变化[J].园艺学报,1999,26(6):406-407.
- [25]丁雨龙,陈志银.竹叶结构的比较解剖及其对系统分类意义的评价[J].南京林业大学学报(自然科学版),1994,16(3):1-6.



- [26] 王建文, 高瑞龙. 不同地类绿竹栽培效果研究[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2000, 20(3): 253-256.
- [27] 王建文. 绿竹林丰产结构研究[J]. 福建林学院学报, 2000, 20(2): 101-104.
- [28] 董林根, 吴伟根, 等. 经营干扰对绿竹Ⅱ面积指数影响[J]. 经济林研究, 1999, 17(2): 14-16.
- [29] 董伟连. 浅谈提高绿竹种植成活率的几项关键措施[J]. 中国水土保持, 2004, (8): 37-38.
- [30] 方伟, 何炳祥, 黄坚敏, 等. 雷竹不同栽培类型 RAPD 分子标记的研究[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18(1): 1-5.
- [31] 方伟, 金爱武, 胡超宗, 等. 绿竹带芽主枝扦插繁殖试验[J]. 竹子研究汇刊, 1999, 18(1): 54-56.
- [32] 方伟, 章再康. 部分丛生竹同工酶的研究[J]. 植物分类学报, 1992, 30(3): 219-225.
- [33] 方伟. 凤竹凤尾竹笋引种技术[J]. 江西林业科技, 1989, (2): 44-48.
- [34] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 14-18.
- [35] 冯树椿, 张超, 樊超, 等. 6 种绣线菊抗寒力的比较[J]. 佳木斯大学学报(自然科学版), 2007, 25(4): 565-568.
- [36] 高广军, 郑郁善, 等. 绿竹开花生理生化特性研究[J]. 竹子研究汇刊, 2002, 21(4): 70-75.
- [37] 葛敏, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法. 钱迎倩, 马亮平. 生物多样性研究的原理与方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 123-140.
- [38] 耿伯介, 温太辉. 试论竹类植物营养体分类[J]. 竹子研究汇刊, 1989, 8(2): 17-29.
- [39] 郭超荣, 胡芳名, 刘天真, 等. 厚壁毛竹叶片的生理生化特性[J]. 广西林学院学报, 2005, 25(3): 7-11.
- [40] 郭超荣, 胡芳名. 竹林施肥研究与 50 年坦论与实践[J]. 经济林研究, 2001, 19(3): 53-55.
- [41] 郭延平, 元慧芬, 曾光辉, 等. 高温胁迫对杜桉光合速率和光系统 II 活性的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(6): 867-870.
- [42] 何洁. 低温与植物光合作用[J]. 植物生理学通讯, 1986, 22(1): 1-9.
- [43] 何水东. 研究站海沙地绿竹林木材重量优化模型的研究[J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(5): 170-173.
- [44] 贺筱蓉. 微波处理绿竹笋保鲜技术研究[J]. 保鲜与加工, 2004, 4(2): 33-34.
- [45] 胡成华, 陈玲. 竹类植物根部解剖的初步观察[J]. 竹子研究汇刊, 1990, 9(2): 11-21.
- [46] 胡成华, 喻富根. 竹类植物类群及其系统分类[J]. 云南植物研究, 1994, 16(4): 367-372.
- [47] 黄克福. 麻竹与绿竹丰产培育技术[M]. 福建省农函大教材, 2000.
- [48] 黄衍申. 竹子冻害的调查研究[J]. 西南林学院学报, 1993, 13(4): 285-28.
- [49] 黄月华. 5 个品种桉树幼苗的抗寒性初步研究[D]. 柳州: 华南热带农业大学, 2003.
- [50] 纪成辉. 1999 年福建遭受极端低温冻害丛生竹调查分析[J]. 福建林学院学报, 2002, 22(3): 278-282.
- [51] 简令成. 40 年“植物抗寒机理的细胞生物学研究”的一个简单总结[J]. 植物学通报, 1999, 16(专辑): 15-29.
- [52] 江泽慧主编. 世界竹类[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2002.
- [53] 金爱武, 陈余烈, 等. ABT 生根粉处理绿竹、吊丝单竹主枝扦插试验[J]. 林业科技开发, 2001, 15(1): 31-33.
- [54] 金川, 陈余烈. 软壳绿竹风味笋加工技术研究[J]. 林业科技开发, 1999, (3): 29-31.
- [55] 金川, 董孔竹. 绿竹低产林的技术改造[J]. 林业科技开发, 1997, (1): 24-26.
- [56] 金川, 董孔竹. 绿竹丰产因子测试及配套技术研究[J]. 浙江林业科技, 1992, 12(5): 9-16.

- [57] 金川,王月英.绿竹滩涂栽培试验[J].林业科学研究,1997,20(1):42-45.
- [58] 金代钧,黄惠坤,唐海琴等.中国乌桕属家品种的研究[J].广西植物,1998,18(1):45-50.
- [59] 鞠秀芝,杜胜利,宋兆锋,等.AFLP 技术及其常见问题与解决方案[J].天津农业科学,2004,10(4):6-91.
- [60] 孔繁浩.森林数量遗传学[M].南京林业大学树木遗传育种室,1985.
- [61] 示晓萍,杜鹏,张钦宪,等.聚丙烯酰胺凝胶技术改良[J].河南医科大学学报,2001,36(4):395-396.
- [62] 谢泽兴.绿竹的立竹密度结构试验[J].福建林业科技,2001,28(2):45-46.
- [63] 李海林,殷绍明,龙小军.低温胁迫对水稻幼苗抗寒性生理生化指标的影响[J].安徽农学通报,2000,12(11):50-53.
- [64] 李建江,邹清文.绿竹笋用林的育苗栽培技术[J].林业科技开发,1997,11(6):46-47.
- [65] 李连国,王丽雪,李晓燕.苜蓿抗寒性与过氧化物酶同工酶多态性关系的研究[C].内蒙古科技首届青年学术年会论文集,内蒙古人民出版社,1995:334-337.
- [66] 李鹏,杜凡,曹晓兰,等.巨龙竹和不同变异类型的 RAPD 分析[J].云南植物研究,2004,26(3):290-296.
- [67] 李开峰.同工酶在青篱竹族分类中的应用[J].竹子研究汇刊,1989,8(4):12-21.
- [68] 李淑娟,尹修明,邹嘉谕,等.用水稻微卫星引物进行竹子分子系统学研究初探[J].林业科学,2002,38(5):42-48.
- [69] 李秀兰,林汝顺,等.中国部分丛生竹类染色体数目报道[J].植物分类学报,2001,39(5):433-442.
- [70] 李艺雄,庞杰,邹少强,等.绿竹笋涂膜保鲜研究[J].中国特产与食品,2000,7(5):209-211.
- [71] 利容千,王冠波.植物逆境细胞及生理学[M].武昌:武汉大学出版社,2002:164-165.
- [72] 梁一池.树木育种原理与方法[M].厦门:厦门大学出版社,1997.
- [73] 廖益强,唐兴平,林益明,等.木竹炭化制脱氮剂的试验研究[J].福建林业科技,2001,28(4):49-51.
- [74] 林启训.绿竹笋热泵脱水的影响因素分析及工艺参数优化[J].福建农业大学学报,2001,30(4):532-537.
- [75] 林世吉,许春辉,张其德,等.叶绿素荧光动力学在植物抗性生态学、生态学和农业现代化的应用[J].植物学通报,1992,9(1):1-16.
- [76] 林益明,林鹏,杨志伟.绿竹林细根周转的研究[J].厦门大学学报(自然科学版),1998,37(3):429-435.
- [77] 林益明,林鹏.华安县绿竹林能量的研究[J].厦门大学学报(自然科学版),1998,37(6):906-914.
- [78] 林益明,林鹏.绿竹林柱素动态研究[J].亚热带植物通讯,1998,27(2):1-6.
- [79] 林益明,林鹏.绿竹林铜锌镉元素含量特征及其动态[J].厦门大学学报(自然科学版),1999,38(3):460-466.
- [80] 林益明,温万章.绿竹林碳、氮动态研究[J].竹子研究汇刊,1998,17(4):25-30.
- [81] 林志方,刘志中,等.施肥对绿竹产笋量影响初报[J].闽西职业大学学报,2002,4(3):61-64.
- [82] 林忠平,董建文.绿竹衬材重量表的研制[J].亚热带植物通讯,2000,29(1):34-37.
- [83] 刘桂中,等.樟子松种源的研究—遗传稳定性测定及最佳种源选择[J].东北林业大学学报,1991,(2):17-27.
- [84] 刘国华,梁以玲,张艳华.自然状态下竹子的抗寒性研究[J].竹子研究汇刊,2006,25(2):10-14.
- [85] 刘鸿先,曾韶西,王以柔,等.低温对不同耐寒力的黄瓜幼苗叶各细胞器官中超氧化物酶(SOD)的影响[J].植物生理学报,1995,11(1):48-57.
- [86] 刘金文,沙伟,等.低温胁迫对不同物种刺叶杜香的生理影响[J].植物研究,2004,24(2):199-200.



- [87]刘月池.竹笋的营养价值与食用方法[J].蔬菜,2002,2:40-40.
- [88]刘秋芳,张旭东,周全呈,等.我国竹子抗寒特性研究进展[J].世界林业研究,2006,19(5):59-62.
- [89]刘朋光.山地绿竹低产林施肥效果研究[J].河南科技大学学报,农学版,2004,24(3):38-41.
- [90]刘友全.竹类叶肉细胞的形态比较[J].林业科学,1986,(2):172-177.
- [91]刘振虎.中国苜蓿品种资源遗传多样性研究[D].北京:北京林业大学博士学位论文,2004.
- [92]卢向阳主编.分子生物学[M].北京:中国农业出版社,2004.
- [93]卢艳花.十三种散生竹同生酶分析[J].竹类研究,1995 (1):15-17.
- [94]吕芳德,徐德聪,蒋瑞.美国山核桃无性系叶绿素的荧光特性[J].中南林学院学报,2006,26(2):13-17.
- [95]吕文芳,廖国华.毛竹两种食用笋种质的研究[J].福建省农科学报,1996,11(2):16-20.
- [96]罗军武,唐和平.茶树不同抗寒性品种间保护酶类活动的差异[J].湖南农业大学学报,2001,27(2):94-96.
- [97]马良进,范万根,黄德仁,等.绿竹叶锈病病原及其防治药剂的筛选[J].浙江林学院学报,2005,22(1):66-69.
- [98]马宗艳,陈建华.四川观赏竹形态特征与生态特性研究[J].经济林研究,2007,25(1):6-10.
- [99]毛志滨,等.7种冬青树种耐低温能力比较[J].南京林业大学学报,2006,30(1):33-36.
- [100]缪妙书,黄锋.绿竹笋用林农家品种选育研究初报[J].福建林业科技,2003,S1:45-48.
- [101]缪妙书,林忠平,高瑞龙.绿竹山地栽培技术研究[J].竹子研究汇刊,2002,21(1):61-64.
- [102]缪妙书,林忠平.绿竹不同肥料施肥试验[J].福建林业科技,2000,27(1):50-52.
- [103]欧阳平,杨纹奇.我国丛生竹的培育技术及其发展方向[J].云南林业科技,2002(2):74-77.
- [104]潘斌.绿竹笋安全无毒保鲜剂及气调贮藏技术研究[J].食品信息与技术,2004(3):55-56.
- [105]潘斌.绿竹笋的保鲜与加工技术[J].福建农业,2000(7):15-16.
- [106]潘孝政,金芳义.绿竹笋期生物学特性观察研究[J].竹子研究汇刊,1990,9(3):51-60.
- [107]廖延平,杨永华,樊成华,等.从 RAPD 看肿节石竹的分类地位问题初探[J].南京大学学报(自然科学版),1998,34(5):531-535.
- [108]彭彬华,刘成运,卢大炎,等.低温胁迫下凤眼莲叶片的适应[J].武汉植物研究,1992,10(2):123-127.
- [109]彭彬华.长沙地区竹类抗寒性初报[J].经济林研究,1993,11(1):42-43.
- [110]隋光兰,高兰英,胡学华,等.干旱胁迫对金太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响[J].干旱地区农业研究,2005,23(3):44-48.
- [111]钱龙.低温胁迫对辣(甜)椒幼苗膜脂过氧化水平及保护酶活性的影响[J].园艺学报,1994,21(2):203-204.
- [112]邱尔发,陈存及.毛竹利源呼吸性动态变化分析[J].福建林学院学报,2002,22(3):213-218.
- [113]邱尔发,陈存及等.毛竹利源竹鞭生长进程研究[J].江西农业大学学报,2002,24(2):245-250.
- [114]邱尔发,蒋家雄等.毛竹利源含水率动态变化[J].江西农业大学学报,2001,23(3):355-360.
- [115]任继周主编.农业科学研究方法.中国农业出版社,1998:123-128,131-134.
- [116]邱丽华,杨光雄,林新春,等.毛竹种下等级的 RAPD 研究[J].南京林业大学学报,2002,26(5):65-68.
- [117]石明旺,廖延平,王修强,等.竹类植物分子生物学研究进展及展望[J].经济林研究,2006,24(2):63-68.

- [118] 石锐. 聚丙烯酰胺凝胶中 DNA 的染色方法[J]. 生物技术, 1998, 8(5): 46-48.
- [119] 石雪辉, 陈祖玉, 杨会兴, 等. 低温胁迫对柑桔离体叶片中 SOD 及其同工酶活性的影响[J]. 园艺学报, 1996, 23(4): 384-386.
- [120] 宋绪忠. 茶树无性系苗期抗寒性研究[M]. 山东农业大学硕士论文, 2002.
- [121] 孙立雄. 草坪草引种数量化决策初探[J]. 甘肃农业大学学报, 1991, 26(1): 9-23.
- [122] 孙守家, 魏淑芹, 等. 山东蒙山竹类引种试验初报[J]. 山东林业科技, 2002, (4): 8-11.
- [123] 唐启义, 冯引光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
- [124] 王海海, 高培军, 温国胜. 7 种箬竹抗寒特性比较[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23(6): 641-646.
- [125] 万清来, 刘明远. 芸香抗寒生理的初步研究[J]. 植物研究, 1997, 17(2): 190-194.
- [126] 王建华, 刘锦先, 徐同. 超氧化物歧化酶(SOD)在植物逆境和衰老中的作用[J]. 植物生理学报, 1989, 25(1): 1-7.
- [127] 王可纷, 赵福洪, 王孝宜, 等. 用体内叶绿素 a 荧光动力学测定番茄的抗冷性[J]. 植物学通报, 1996, 13(2): 29-33.
- [128] 王明康主编. 林木育种育种学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [129] 王河辉, 夏念和, 等. 籼竹属和牡竹属(竹亚科)叶表皮微形态特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2002, 10(2): 22-26.
- [130] 王正平. 中国竹亚科分类系统之我见[J]. 竹子研究汇刊, 1997, 16(4): 1-6.
- [131] 魏起华. 绿竹制浆性能研究[J]. 林产化工通讯, 1999, 33(6): 13-14.
- [132] 冯从辉, 林峰, 金玉峰, 等. 绿竹冻害的成因及减灾预防措施[J]. 林业科技开发, 2003, 17(5): 48-49.
- [133] 吴恩慈, 杨玲, 孙国荣. 低温胁迫下玉米叶片活性氧的产生及保护酶活性的变化[J]. 植物研究, 2004, 24(4): 456-459.
- [134] 吴起明. 绿竹叶面积指数测定[J]. 福建林业科技, 2001, 28(2): 68-70.
- [135] 吴蓉, 杨涛. 雷竹实生苗过氧化物酶同工酶的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1998, 17(2): 65-69.
- [136] 吴益民, 范红武, 王军晖, 等. 竹子悬浮细胞系的建立和组织培养试管苗移栽观察[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19(1): 52-56.
- [137] 吴益民, 袁纯农, 王军晖. 籼和竹子的 RAPD 指纹图谱的初步研究[J]. 竹子研究汇刊, 1998, 17(3): 10-14.
- [138] 吴有恒, 吴新华. 活体木炭研制初报[J]. 林产化工通讯, 1999, 33(5): 11-13.
- [139] 武宝干, 等. 小麦和花叶细胞内超氧化物歧化酶特性分析[J]. 植物生理学报, 1989, 31(11): 854-859.
- [140] 夏格. 遗传多样性研究进展[J]. 生态学杂志, 1999, 18(3): 59-65.
- [141] 肖丽霞, 胡小松, 王贵禧, 等. 绿竹笋用林丰产栽培技术[J]. 林业实用技术, 2005, (4): 16-18.
- [142] 肖丽霞, 胡小松, 何师杰. 绿竹笋的物性性状和品质分析[J]. 粮油加工与食品机械, 2004(1): 62-63.
- [143] 肖丽霞, 何师杰, 刘野, 等. 真空冷冻干燥和热风干燥绿竹笋笋干品质的比较[J]. 食品与发酵工业, 2005, 31(5): 62-63.
- [144] 谢锦忠, 傅德毅, 肖基洪, 等. 基生竹林生态系统的水文效应研究[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19(4): 18-25.
- [145] 邢伏宋, 林三, 李小平, 等. 应用滴灌技术种植绿竹竹丛坡地水土流失的试验研究[J]. 干旱水土保持, 2004, 16(2): 55-59.
- [146] 邢新妙, 傅德毅, 费学谦, 等. 撑篙竹遗传变异的 RAPD[J]. 林业科学研究, 2003, 16(6): 655-660.
- [147] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [148] 杨长现, 杨恩泽. 绿竹侧枝扦插育苗技术的研究[J]. 竹类研究, 1997(1): 81-83.

- [149] 杨光耀, 赵奇僧. 中国苦竹属的整理[J]. 竹子研究汇刊, 1993, 12(4): 1-6.
- [150] 杨光耀, 赵奇僧. 苦竹类植物 RAPD 分析及其系统意义[J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(4): 551-553.
- [151] 杨光耀, 赵奇僧. 用 RAPD 分子标记探讨绿竹族的属间关系[J]. 竹子研究汇刊, 2001, 20(2): 1-5.
- [152] 杨文端, 廖宏植. 绿竹引种试验初报[J]. 竹类研究汇刊, 1994, 13(4): 37-41.
- [153] 杨晓丹, 张岁岐, 梁宗锁, 等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816.
- [154] 由红红, 杨文杰, 李淑云. 不同品种紫花苜蓿抗寒性的研究[J]. 东北师大学报(自然科学版), 1995, (2): 102-104.
- [155] 余学平, 林德芳, 吴寿国, 等. 绿竹快速育苗技术比较[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(2): 235-237.
- [156] 余学平, 张立钦, 方伟, 等. 绿竹不同栽培类型 RAPD 分子标记的研究[J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 98-101.
- [157] 袁文姬, 梁振桃. 刚竹属竹种淀粉酶同工酶分析及其在竹种鉴别上的应用[J]. 浙江林学院学报, 1993, 10(3): 263-269.
- [158] 曾竟华, 庞杰, 等. 蔗糖多聚和竹叶汁对绿竹笋保鲜效果的研究[J]. 长江蔬菜, 2001, (2): 39-40.
- [159] 张光楚. 竹子育种工作近况[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19(3): 13-19.
- [160] 张国斌, 任继华, 许耀照, 等. 低温弱光对辣椒幼苗叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2004, 39(6): 614-619.
- [161] 张国防, 陈钦. 绿竹山地丰产栽培技术措施优化组合的研究[J]. 经济林研究, 1999, 17(4): 12-14.
- [162] 张汉尧, 刘小珍, 孙茂胜, 等. 云南部分竹种形态标记数量分类研究[J]. 福建林业科技, 2005, 32(2): 31-33.
- [163] 张木清, 陈如凯, 吕建林, 等. 甘蔗前期低温胁迫对叶绿素 a 荧光诱导动力学的影响[J]. 福建农业大学学报, 1999, 28(1): 1-7.
- [164] 张其德, 蒋高明, 朱新广, 等. 12 个不同基因型冬小麦的光合能力[J]. 植物生态学报, 2001, 25(5): 532-536.
- [165] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [166] 张伟光, 林永生, 林斐, 等. 绿竹笋干制作工艺的研究[J]. 福建农业学报, 2005, 20(2): 118-121.
- [167] 张学明. 桉树在低温胁迫下的膜脂过氧化作用和膜伤害[J]. 经济林研究, 1994, (12): 12-14.
- [168] 张佑栋, 李华铃, 赵仁发. 过氧化氢酶与茶树抗寒性的关系[J]. 茶叶科技, 1993, (2): 3-4.
- [169] 赵会杰, 傅琦, 丁振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(3): 248-251.
- [170] 郑金宝, 朱勇. 绿竹移竹育苗造林与插枝育苗造林比较试验[J]. 福建林业科技, 1999, 26(3): 70-72.
- [171] 郑容妹, 郑郁善, 等. 水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.
- [172] 郑天汉, 高培龙. 绿竹丰产栽培管理技术[J]. 福建林业科技, 1997, 24(3): 56-59.
- [173] 郑维惠, 方镇坤, 郑蓉, 等. 福建绿竹不同种源含水率与持水量研究[J]. 福建林业科技, 2004, 31(3): 6-9.
- [174] 郑郁善, 陈琛, 张炜银. 绿竹生物量优化模型建立研究[J]. 经济林研究, 1998, 16(3): 4-7.
- [175] 郑郁善, 高培平, 吴萍溪, 等. 绿竹笋营养成分及笋壳叶养分的施肥效应[J]. 林业科学, 2004, 40(6): 79-84.

- [176]郑郁蓉,梁锦斌.绿竹生物量模型研究[J].竹子研究汇刊,1997,16(4):43-46.
- [177]郑郁蓉,郑容斌,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.
- [178]中国科学院上海植物生理所,上海市植物生理学会编.现代植物生理学实验指南.北京:科学出版社,1999.
- [179]中国科学院植物生理研究所,植物研究所主编.光合作用研究进展(第三集)[M].北京:科学出版社,1980.
- [180]中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志(第九卷第一分册)[M].北京:科学出版社,1996:137-152.
- [181]刘伟华,何昭熙,周达,等.主成分聚类在火炬松种子园疏伐中的运用[J].福建林学院学报,1999,19(1):33-36.
- [182]周芳纯.竹林结构的数学模型[J].竹类研究,1998,(1):85-92.
- [183]周芳纯.竹林培育学[J].竹类研究,1993,(1):1-95.
- [184]周艳红,黄黎峰,喻京权.持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2004,30(2):153-160.
- [185]朱根海,刘祖祺,朱培仁.应用 Logistic 方程确定植物组织低温半致死温度的研究[J].南京农业大学学报,1986,(3):11-16.
- [186]朱丹,苏溪.林绿化树种冻害调查[J].福建林业科技,1994,21(2):71-73.
- [187]朱玉球,方伟,夏国华,等.绿竹试管苗周年生长动态分析[J].浙江林学院学报,2003,20(4):342-345.
- [188]诸贵强,丁雨龙,续晨,等.广西青篱竹属(*Arundinaria*)核糖体 DNA ITS 序列及亲缘关系研究[J].遗传学报,2004,31(4):349-356.
- [189]邹琦.逆境光合研究中的叶绿素荧光动力学技术—原理、应用及问题.2006 年中国植物逆境生理生态与分子生物学研讨会论文集[C],2006:9-10.
- [190]邹志荣.低温对辣椒幼苗膜脂过氧化和保护酶系统变化的影响[J].西北农业大学学报,1994,3(3):51-56.
- [191]Artus N N, Uemura M. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* COR15-a gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance[J]. Proc Natl Acad Sci (USA), 1996, 93: 13 404-13 409.
- [192]Bradbury M, Baker N R. A quantitative determination of photochemical and non-photochemical quenching during the slow phase of chlorophyll fluorescence induction curve of bean leaves[J]. Biochim Biophys Acta, 1984, 765(2):275-281.
- [193]Budak H, Shearman R C, Parmaksiz I, et al. Molecular characterization of *Bullalograss* germplasm using sequence-related amplified polymorphism markers. Theor Appl Genet, 2004, 108:324-328.
- [194]Chen T H, Lu Y T. Application of ribavirin in tissue culture of green bamboo (*Bambusa oldhamii* Munro) for eradication of Bamboo mosaic virus[J]. Plant Protection Bulletin Taipei, 2000, 42:3, 159-168.
- [195]Chen T H, Lu Y T. Partial characterization and ecology of bamboo mosaic potexvirus from bamboos in Taiwan[J]. Plant Pathology Bulletin, 1995, 4:2, 83-90.
- [196]Chen T H. Bamboo mosaic virus associated with a mosaic disease of bamboos in Taiwan[J]. Plant Protection Bulletin, Taiwan, 1985, 27:2, 111-116.
- [197]Clark M S, Jeff W S, Richard A B. Cellular deformation reversibly depresses RT-PCR detectable levels of bone-related mRNA[J]. Journal of Biomechanics, 1995, 28(12):1419-1427.



- [198]Das A. Population genomic and bioinformatic studies reveal evolutionary history of *Drosophila ananassae*[J]. *Curr. Sci.* 2005, 89:1316-1321.
- [199]Das M, Bhattacharya S, Pal A. Generation and characterization of SCARs by cloning and sequencing of RAPD products: A strategy for species-specific marker development in bamboo[J]. *Ann Bot(Lond)*, 2005, 95 (5):835-841.
- [200]Dehener T. Molecular markers as a tool for analysis of genetic relatedness and selection on ornamentals. In: Vainstein A. Breeding for ornamentals: Classical and molecular approaches[M]. London: Kluwer Academic Publishers, 2002:329-345.
- [201]Dennig-Adams B, Adams W W, Barker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation to of excess excitation[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(2):253-261.
- [202]Dennig-Adams B. Carotenoids and photo-protection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin[J]. *Biochem Biophys Acta*, 1990, 1020:1-9.
- [203]Faw w f, Shih S C, Jung G A. Extractant influence on the relationship between extractable protein and cold tolerance of alfalfa[J]. *Plant Physiol*, 1976, 57(5):720-723.
- [204]Friar E, Kochert G. A study of genetic variation and evolution of *Phyllostachy* (Bambusoideae: Poaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 89:265-270.
- [205]Fumio T, Takashige I, Toru T, et al. Mitochondrial Genome Differentiation in the Genus *Phyllostachys*[J]. *Japan Agriculture Research*, 1998, 32(1):10-14.
- [206]Gielis J. Bamboo and biotechnology[J]. *European Bamboo Society Journal*, 1995, May 6:27-39.
- [207]Grant V. The evolutionary Process: A Critical Study of Evolutionary Theory(2nd ed). New York: Columbia University Press, 1991.
- [208]Guo ZH, Chen YY, Li DZ, et al. Genetic Variation and Evolution of the Alpine Bamboos (Poaceae: Bambusoideae) using DNA Sequence Data[J]. *Journal of Plant Research*, 2001, 114:315-322.
- [209]Ho ChinWen, Chang WeiChin, et al. In vitro flowering of albino bamboo (*Bambusa oldhamii* Munro) regenerants derived from an eleven-year old embryogenic cell line. Proceedings of the international symposium on biotechnology of tropical and subtropical species[C], part II. Brisbane, Queensland, Australia, 29 September - 3 October 1997. *Acta-Horticulturae*, 1998, 461: 433-438.
- [210]Hsiao J Y, Lee S M. Genetic diversity and microgeographic differentiation of Yushan cane (*Yushania nittakayamensis*; Poaceae) in Taiwan [J]. *Meology*, 1999, 8(2):263-270.
- [211]Huang LC, Huang BL, Chen WL. Tissue culture investigations of bamboo(IV). Organogenesis leading to adventitious shoots and plants in excised shoot apices[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1989, 29:3,307-315.
- [212]Huang LC, Huang BL, Chen WL. Tissue culture investigations of bamboo(V). Recovery of callus from protoplasts of suspension-cultured *Bambusa* cells[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 1990, 31:1, 29-34.
- [213]Isagi Y, Kanazashi T, Suzuki W, et al. Highly variable pollination patterns in *Magnolia obovata* revealed by microsatellite paternity analysis. *Int J Plant Sci*, 2004, 165:1047-1053.
- [214]James B .Beard, et al. Introduction to Turfgrass Science and Culture Laboratory Exercises, 1978.
- [215]Jin P L, Ruth K, Ohn S, et al. A Study of Genetic Variation and Relationships within the Bamboo Subtribe Bambusinae using Amplified Fragment Length Polymorphism. *Annals of Botany*, 2000, 85: 607-612.
- [216]Kleinhenz V, Gosbee M, Elsmore S, et al. Storage methods for extending shelf life of fresh, edible bamboo shoots [*Bambusa oldhamii* (Munro)] [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2000, 19:3, 253-64.
- [217]Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis the basics[J]. *Annual Review of*

- Plant Physiology and Plant Molecular Biology,1991,42:313-349.
- [218]Ku YC, Wang YI. Pulping of bamboo in Taiwan.Forest Products Industries.1990. 9 :1,115-122.
- [219]Lai C C, Hsiao J Y. Genetic variation of *Phyllostachys pubescens*(Bambusoideae,Poaceae)in Taiwan based on DNA polymorphisms [J].Botanical Bulletin Academia Sinica,1997,38:145-152.
- [220]Lin N S, Chen C C. Association of bamboo mosaic virus (BoMV) and BoMV-specific electron dense crystalline bodies with chloroplasts.Phytopathology. 1991, 81: 12, 1551-1555.
- [221]Lin N S, Hsu Y H. Characterization of bamboo mosaic virus isolated from infected green bamboo (*Bambusa oldhamii* Munro) in Taiwan.FORSPA Publication. 1994, 6: 327-330.
- [222]Liu Q, Kasuga M, Kamuma Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an ERFBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought-and low-temperature-responsive gene expression respectively. inArabidopsis[J].Plant Cell,1998,10:1 390-1 406.
- [223]Liu S C, Liu H C. Site and growth of important Bamboo plantations in Taiwan (4) - Long Branch Bamboo (*Bambusa dolichoclada*),Thorny Bamboo (*B. stenostachya*) and Green Bamboo (*B. oldhamii*). Bulletin of Taiwan Forestry Research Institute. 1974. 243. 38.
- [224]Loh J P, Ruth K, Ohm S, et al. A study of genetic variation and relationships within the bamboo subtribe Bambusinae using amplified fragment length polymorphism[J].Annals of Botany, 2000, 85:607-612.
- [225]Marta Mollerach, Ernesto Garcia.The *galU* gene of *Streptococcus pneumoniae* that codes for a UDP glucose pyrophosphorylase is highly polymorphic and suitable for molecular typing and phylogenetic studies[J].Gene. 2000,260(1-2):77-86.
- [226]Moritz C,Hilli D M. Molecular Systematics:context and Controversies. Molecular Systematics, sun-derland:Sinauer,1990,1-11.
- [227]Namkoong G Introduction to quantitative genetics in forestry [M]. Castla House Pub, London, 1981.
- [228]Nayak S,Rout G R.Isolation and characterization of micro satellites in *Bambusa arundinacea* and cross species amplification in other bamboos[J].African Journal of Biotechnology,2005,4 (2):151-156.
- [229]Olien C R, Clark J L. Changes in soluble carbohydrate composition of barley,wheat,and rye during winter[J]. Agronomy Journal,1993,85:21-29.
- [230]Pan R Z, Dong Y D. Science of plant physiology[m].Beijing: Higher Educational press. 1995,318 -328.
- [231]Sirikuly A N, Sagwansupyakorn C, Luangprasert N, et al. Propagation of Lu Chu bamboo (*Bambusa oldhamii* Munro) by culm cutting[J]. Natural Sciences. 1997, 31: 4, 393-398.
- [232]Soltis S D, McCouch S R. Seed banks and maps: unlocking genetic potential from the wild[J]. Science,1997,277:1063-1066.
- [233]Suyama Y, Obayashiand K, Hayashi L. Clonal Structure in a Dwarf Bamboo (*Sasa senanensis*) Population Inferred from Amplified Fragment Length polymorphism (AFLP) Fingerprints. Molecular Ecology. 2000, 9:901-906.
- [234]Trevor R II,Stephen O.et al.A Comparison of ITS Nuclear rDNA Sequence Data and AFLP Markers for Phylogenetic Studies in *Phyllostachys* (Bambusoideae, Poaceae)[J]. Journal of Plant Research, 2000, 113. (3):234-254.
- [235]Vos P, et al. AFLP:a new technique for DNA fingerprinting[J]. Nucleic Acids Research, 1995, 23(21): 4,407-4,414.
- [236]Watanabe M, Ito M, Kurita S. Chloroplast DNA Phylogeny of Asian Bamboos (Bambusoideae,Poaceae) and Its Systematic Implication[J]. Journal of Plant Research,1994,107:253-261.
- [237]Yeh M L, Chang W C. Plant regeneration through somatic embryogenesis in callus culture of green bamboo(*Bambusa oldhamii* Munro)[J].Theoretical and Applied Genetics,1986,73:161-163.
- [238]Zabeau M, Vos P. Selective restriction fragment amplification: a general method for DNA fingerprinting[J]. European Patent Application.1993,5:21-33.



## 个人简介

郑蓉，高级工程师，1972 年生于福建莆田，1991 年-1995 年就读福建林学院林学系林业专业，获农学学士学位；1999 年至 2001 年完成福建师范大学研究生课程进修班植物学专业课程学习；2004 年-2008 年攻读北京林业大学森林培育专业博士学位，师从方伟教授。

自 1995 年毕业分配至福建省林业科学研究院，一直从事苗木培育及竹类研究工作，先后主持福建省科技厅项目“大木竹、椴竹等区域优良竹种开发与利用”、福建省林业厅项目“优良观赏竹顺应性与保护性引种与栽培技术”；参加福建省科技厅重大项目“福建主要经济竹种良种选育和应用研究”，并主持“麻竹地理种源及良种选育”专题研究；参加福建省农办项目“纸浆用竹林丰产培育技术”、福建省科技厅项目“优良纸浆竹种快繁与笋用竹种丰产栽培技术”、福建省计委项目“优良纸浆竹种繁育与产业化生产示范”、国家科技部农业转化基金“福建绿竹优良种源区域试验与示范”等课题 10 多项研究。通过省地（市）鉴定取得科研成果 6 项，其中 2 项成果获福建省科技进步三等奖，发表学术论文 35 篇。

## 导师简介

方伟，博士，教授，1958年生于浙江义乌。1978年3月考入浙江林学院，1982年1月毕业留校。1994~1995、2001~2002年两次应邀赴日本东京大学作客员研究员与共同研究员，从事“东亚珍稀竹类分子生物学与繁殖特性研究”，担任东京口中友好会馆留学生委员会副委员长并主持留学生工作。1996-1999年攻读南京林业大学植物学专业，获得理学博士学位。现为浙江林学院副校长、竹类研究所所长、森林培育省级重中之重学科带头人、现代森林培育技术省级重点实验室主任、北京林业大学博士生导师，享受国务院政府特殊津贴。

长期从事林业教育与科研工作，先后主持国家自然科学基金、科技部、教育部、省科技厅重大招标项目等各类科研项目20多项，现主持省部级以上项目7项，科研经费300多万元，主编与参编专著9部，先后在“The Indian Forester”、“Bamboo Journal of Japan”等期刊发表科研论文60余篇，获省科技进步一等奖2项（其中1项为主持）、二等奖1项（主持）、三等奖3项（其中2项为主持），以主要完成单位获国家科技进步二等奖1项。主持的“毛竹笋竹林高效经营关键技术集成与产业化”项目在大量的研究和实践基础上，研究揭示了毛竹笋竹林定向培育笋芽萌发规律，发展了笋竹林高效益经营理论，提出了一整套毛竹笋竹林丰产高效可持续经营技术，该项目经专家委员会鉴定为国际同类研究领先水平，获2005年度浙江省科技进步一等奖。主持的“雷竹可持续经营原理和技术研究”项目经专家委员会鉴定达到国内领先水平，在国际上首次提出笋芽四季分化理论并应用于生产实践，总结了“八项六十四字”的雷竹四季高产经营技术，将该技术推广到浙江、安徽、江苏、福建、江西、上海等南方11个省市，取得了显著的经济、社会与生态效益，获2004年度浙江省科技进步二等奖。

主要社会兼职：中国竹产业协会常务理事，中国林学会竹子分会常务理事、浙江竹子专业委员会副主任委员。

曾获主要荣誉：全国师德先进个人、刘业经教授基金奖、中国林业青年科技奖、浙江省农业科技先进工作者、浙江省青年科技奖等。

## 攻读博士学位期间获得成果目录

### 已获得成果:

[1]项目成果“福建麻竹地理种源及优良农家品种选择研究”获 2005 年度福建省科技进步三等奖,第 1 完成人。

[2]项目成果“福建省绿竹地理种源试验及优良农家品种选择研究”获 2004 年福建省科技进步三等奖,第 2 完成人。

### 已发表论文:

[1]福建引种丛生竹座标法综合评定及选择[J],江西农业大学学报,2004 年第 2 期,第 1 作者。

[2]福建绿竹不同种源含水率与持水量研究[J],福建林业科技,2004 年第 3 期,第 4 作者。

[3]麻竹不同种源笋—幼竹生长规律研究[J],竹子研究汇刊,2004 年第 4 期,第 1 作者。

[4]苦竹熟笋护色研究[J],福建林业科技,2005 年第 1 期,第 3 作者。

[5]麻竹地理种源性状的地理变异模式与相关性研究[J],防护林科技,2005 年第 5 期,独撰。

[6]福建麻竹地理种源多性状综合评价及选择研究[J],浙江林学院学报,2005 年第 5 期,独撰。

[7]DNA 分子标记在竹子分类中的应用[J],福建林业科技,2006 年第 3 期,第 1 作者。

[8]城市绿化竹子生态适应性评价[J],生态学报,2006 年第 9 期,第 6 作者。

[9]绿竹研究[J],竹子研究汇刊,2007 年第 1 期,第 1 作者。

[10]福建柏全光扦插技术研究[J],亚热带植物研究,2007 年第 3 期,第 1 作者。

[11]13 种刚竹属叶绿素荧光特性比较[J],江西农业大学学报,2008 年第 2 期,第 1 作者。

[12]觀賞竹叶绿素荧光特性比较研究[J],福建林学院学报,2008 年第 2 期,第 1 作者。

## 致谢

北林博士学习让我收获了一生中最大的财富，同时论文研究工作的开展与完成又是一个艰难的过程。在论文完成之际，将此拙作献给在我工作、学习和生活中给予关心和帮助的人们，以表达心中最诚挚的感谢。

恩师方伟教授是一位令人敬重的人，他育人的风格，坦荡的胸怀、睿智的思维、严谨的治学深深地影响着我，是我不竭学习的榜样。论文能够顺利完成时时处处都凝聚着他对我的信任与支持，同时与他的悉心指导是分不开的，恩师不仅给予我方向，更赋予我信念，在此，学生向恩师和师母致以最诚挚的感谢。

感谢副导师汤定钦教授给予我极大的帮助，从论文框架的建成、实验的实施到论文的完成都离不开他无私的指导与认真的修改，他渊博的学识、严谨学术态度是我学习的典范。

感谢福建省林科院万泉院长、俞白楠书记、杨宗武副院长，叶功富副院长、黄金水所长、李志真所长，郑维鹏副所长给予学业上的支持；感谢福安市林业局缪妙青副局长、杨旺利工程师，尤溪县林业局朱勇高工，永春县林业局邹秀红副局长、郭志坚高工，漳州市林业局林丽娜高工提供的帮助；感谢在外业调查中，尤溪县林科所，漳平县林业局、漳州市林业局，同安市林业局、永泰县林业局、永安市林业局等各单位给予的人力支持；感谢在实验分析中黄丽春教授、桂仁意副教授、余学军副教授、林新春副教授、高培军老师给予的指导和帮助；感谢杨萍老师、师弟黄耀华、卢江杰、阮晓赛、邵继峰，师妹胡娇丽、梁银燕、张岩在实验方面给予极大的协助；感谢黄坚钦院长、徐川海老师给予生活上的关心；在实验期间得到了浙江林学院森林培育学科各位老师关心一并表示衷心的感谢。

论文的顺利完成更离不开家人对我莫大的支持，他们是我坚强的后盾。感谢父亲郑清芳教授带我走入竹子的世界，教会我专业知识，更教会我做人的道理；感谢母亲林毓银教授将无私的爱给予了我我的女儿，没有她艰辛的付出就没有今天勇敢向前的我；感谢哥哥嫂嫂、姐姐姐夫俩家给予我无私的帮助；感谢爱人林武星博士的理解和支持；这浓浓的亲情、无私的爱让我感到无比的幸福与感动。

立足现在，展望未来，论文的完成将是我新的征程之起点。

图版



恒安甜竹



常平甜竹



瑞安甜竹



永福甜竹



大肚甜竹



永春甜竹



图 4-2



安吉绿竹 (无刺绿竹)



台湾绿竹



无刺绿竹



同安绿竹



湖州绿竹



福安绿竹