

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.06.005

吴幼媚,王鹏良,姚绍嫦,等.油茶组培苗器官发生的形态学与解剖学研究[J].广西植物,2013,33(6):745—750

Wu YM, Wang PL, Yao SC, et al. Morphology and anatomy of organogenesis from tissue culture plantlets of *Camellia oleifera* [J]. Guihaia, 2013, 33(6):745—750

油茶组培苗器官发生的形态学与解剖学研究

吴幼媚^{1,2,3}, 王鹏良^{1,2,3}, 姚绍嫦⁴, 蒋 华⁵, 蒋 钢⁵, 陈晓明^{1,2,3*}

(1. 广西林业科学研究院, 南宁 530002; 2. 国家林业局 中南速生材繁育实验室, 南宁 530002; 3. 广西优良用材林资源培育重点实验室, 南宁 530002; 4. 广西药用植物园, 南宁 530023; 5. 全州县咸水林场, 广西 全州 541511)

摘 要:以油茶岑软 3 号组培苗为研究材料,对其器官发生过程进行形态学和解剖学观察。结果表明:在选定的培养基上,外植体不经过愈伤组织,直接由器官诱导形成增殖芽,从而有效地保持了其遗传的稳定性。油茶增殖芽不定根由诱导的根原基发生,它起源于形成层薄壁细胞定向分化,不断向外进行伸长生长,并穿透愈伤组织而形成。这种不定根发生形式属皮部生根类型。油茶增殖芽单芽生根培养 25 d 后在根内形成次生维管形成层和木栓形成层,培养 40 d 以上根内的输导分子与茎内的输导分子相连。

关键词:岑软 3 号油茶;器官发生;形态学;解剖学

中图分类号: Q944.53; S565.9 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2013)06-0745-06

Morphology and anatomy of organogenesis from tissue culture plantlets of *Camellia oleifera*

WU You-Mei^{1,2,3}, WANG Peng-Liang^{1,2,3}, YAO Shao-Chang⁴,
JIANG Hua⁵, JIANG Gang⁵, CHEN Xiao-Ming^{1,2,3*}

(1. Guangxi Academy of Forestry, Nanning 530002, China; 2. Key Laboratory of Central South Fast-growing Timber Cultivation, State Forestry Administration, Nanning 530002, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation, Nanning 530002, China; 4. Guangxi Botanical Garden of Medicinal Plant, Nanning 530023, China; 5. Xianshui Forestry Farm of Quian County, Quanzhou 541511, Chian)

Abstract: The tissue culture plantlets of *Camellia oleifera* ‘Cenruan No.3’ were used as experimental materials to observe morphology and anatomy of organogenesis of microphyte. The results were as follows: the multiplied bud was directly from organogenesis way and otherwise from callus induced so that of the microphytes might be identical to *Camellia oleifera* ‘Cenruan No. 3’ in genetics. Any incubated root primordium was not found in multiplied buds. Induced root primordium which was originated from parenchyma of cambium adventitious roots were emerged and grown. The type of adventitious root organogenesis belonged to cortex-rooting type. Vascular cambium and cork cambium were formed in induced adventitious root from multiplied singular bud after it was cultured in the rooting medium for 25 d and for more than 40 d conductive elements in root were connected to those of stems.

Key words: *Camellia oleifera* ‘Cenruan No. 3’; organogenesis; morphology; anatomy

油茶(*Camellia oleifera*)是我国南方重要的木
本油料树种,与油棕、油橄榄、椰子并称世界四大木

本油料植物(姚小华等,2005)。现今广泛栽培的不
仅有油茶,更多的是在不同时期、不同地区从油茶选

收稿日期: 2013-06-28 修回日期: 2013-08-15

基金项目: 广西自然科学基金(2013GXNSFB019092); 中央财政林业科技推广示范项目([2010]TG02 号); 农业科技成果转化资金项目(2012GB2E4100351)

作者简介: 吴幼媚(1959-),女,广西玉林人,教授级高工,从事林木生物技术研究,(E-mail)474725422@qq.com。

*通讯作者: 陈晓明,高级工程师,从事林木遗传育种研究,(E-mail)499655494@qq.com。

育出来的品种,如岑软3号(*Camellia oleifera* ‘Cenruan No. 3’),它们具有鲜明的地域性,其油脂含量高、油脂质量、栽培性佳。油茶籽油富含不饱和脂肪酸,营养价值高,有“东方橄榄油”之美誉(黎先胜,2005)。近年来随着国家对油茶产业的重视和投入,油茶人工林的种植面积逐年增加,良种油茶苗木的供应成为油茶产业发展最为关键性的问题。传统的油茶苗木良种繁育主要是通过扦插和嫁接的方法,但这两种方法的生产周期较长,生产的苗木难以满足目前市场上对油茶良种苗木的需求。植物组织培养技术由于具有能较短时间内培育大量遗传稳定性好的优质种苗的技术特点,无疑成为油茶良种繁育的另一有效的途径。油茶由于富含皂素,组培不易诱导分化产生再生植株(王瑞等,2012),因此油茶组织培养具有较大的难度。目前在科研人员的不懈努力下,油茶的组织培养已经取得了一些有意义的进展(王瑞等,2009;吴幼媚等,2012),但油茶芽和不定根器官的诱导仍是目前油茶组培产业化良种育苗过程中的技术难点。

为此,本研究拟在获得油茶无菌幼苗的基础上对油茶组培苗器官发生的形态学与解剖学进行研究,从微观水平上探讨油茶组培苗芽和不定根的发生过程,从而为油茶组培技术的优化提供基础理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

油茶岑软3号(*Camellia oleifera* ‘Cenruan No. 3’)组培材料来源于广西林科院资源收集圃;组培继代芽和根系发育的形态学和解剖学特征观察材料来源于广西林科院生物所培育的组培苗。2012年3月10日起进行,选择生长健壮,高2~5 cm的继代芽每隔5 d分别扦插15株(3瓶)于芽诱导培养基(改良MS+6-BA 2 mg·L⁻¹+NAA 0.1 mg·L⁻¹+糖30 g·L⁻¹+琼脂3.5 g·L⁻¹)和生根培养基(1/2ER+ABT₆ 0.5 mg·L⁻¹+IAA 2 mg·L⁻¹+NAA 0.8 mg·L⁻¹+糖40 g·L⁻¹+琼脂4.0 g·L⁻¹)内培养至最早批芽簇状丛芽和根系发生并健康生长止(45 d)。

1.2 处理方法

取不同培养时间的继代芽体和生根苗清洗干净培养基,用70%酒精:甲醛:冰醋酸=18:1:1配

制的固定液固定24 h以上,置于-4℃冰箱中保存备用。按李正理(1996)方法,用56~58℃的石蜡包埋,在LAICA电动轮转切片机RM2250上进行切片,厚度10~15 μm,番红-固绿对染,中性树胶封片。

1.3 结果观察

在LAICA数码生物显微镜DM2500和Motic数码体视显微镜下观察芽和根系不同发育阶段解剖形态结构特征,并进行拍照。

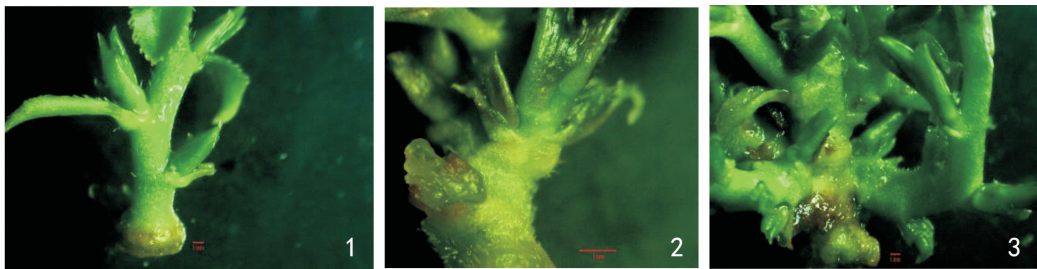
2 结果与分析

2.1 继代芽发生过程的形态与解剖学特征

2.1.1 继代芽发生部位及发育过程 油茶岑软3号组培继代芽培养每隔35~40 d转接1次,单芽在诱导培养基内培养8~10 d时,在接触培养基的茎组织切口处细胞首先恢复分生能力,出现愈伤组织,肉眼可见基部膨大,同时切口基部上方的1、2个叶腋处肉眼可见突出的白色点(小白点)状结构产生,之后小白点慢慢膨大,由白色向绿色转变,然后有鳞片状结构形成,15 d时肉眼可见绿色的小芽迅速生长,22 d时芽长0.5 cm左右(图版I:1),22~30 d,腋芽的叶腋处又开始分化形成二级腋芽(图版I:2),30 d后分化出三级侧芽、形成簇状丛芽(图版I:3)。

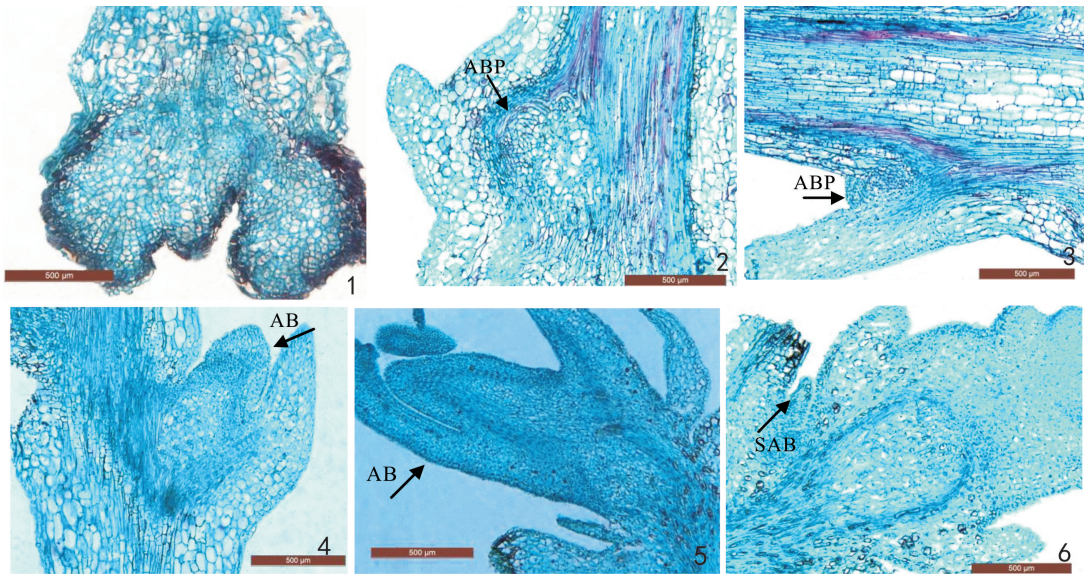
2.1.2 油茶岑软3号组培苗腋芽发生的解剖学特征

健壮单芽在诱导培养基内培养8~10 d,接触培养基的茎组织切口皮层以内的薄壁细胞首先恢复分生能力,开始出现愈伤组织,愈伤组织细胞较小、细胞核明显、分生能力强。随着愈伤组织的进一步增殖,逐渐突破表皮形成瘤状结构,愈伤组织未能分化出芽原基(图版II:1)。叶柄处茎表皮薄壁细胞恢复分生能力不断分裂,叶腋表皮细胞首先进行平周分裂,增加了细胞层数,然后进行平周与垂周分裂形成新的生长点——腋芽生长点(图版II:2)。叶柄的纵切面可观察到茎形成层与叶片维管束之间细胞有明显的形态变化,腋芽萌发的生长点细胞呈环状排列,组成的薄壁细胞其细胞质较浓,相比于周围的细胞而言较小,且排列紧密(图版II:3)。腋芽结构慢慢膨大,由白慢慢变绿,外部形态由小凸起慢慢变成椭球形结构。切片观察表明:新形成的腋芽生长点逐渐发育、增大,在内部逐渐形成维管束组织,并与其叶柄基部连接的位置与茎的维管束相连接,腋芽的生长锥部分细胞核较大,细胞排列密集(图版II:4)。



图版 I 继代芽发生部位及发育过程 1. 继代芽培养 22 d 腋芽发育生长的形态特征；2. 继代芽培养 30 d 腋芽的叶腋分化出二级芽的形态特征；3. 继代芽培养 30~36 d, 叶腋分化丛芽的形态特征。

Plate I Subculture bud occurred position and development process 1. Outward appearance of multiplied axillary bud from subculture bud, cultured for 22 d; 2. Outward appearance of secondary multiplied from subculture axillary bud, cultured for 30 d; 3. Outward appearance of multiplied and clustered buds from subculture axillary buds, cultured for 30~36 d.



图版 II 组培苗增殖芽起源和发育的显微解剖结构 1. 继代芽基部；2. 腋芽原基的顶端生长点；3. 继代芽培养 15 d 叶柄的切面；4. 继代芽培养 22 d 叶柄的切面；5. 鳞片包裹；6. 二级腋芽。ABP: 腋芽原基；AB: 腋芽；SAB: 二级腋芽。

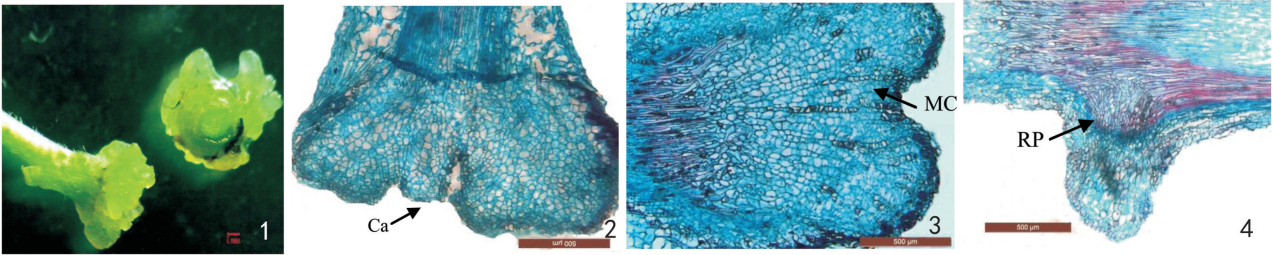
Plate II Anatomical structure of occurrence of axillary bud of tissue culture plantlets under microscope 1. Longitudinal section of lower end of subculture bud; 2. Longitudinal section through axillary and bud primordium, shows its apical growth point; 3. Longitudinal section through petiole, axillary bud and stem, cultured for 15 d; 4. Longitudinal section through petiole, axillary bud and stem, cultured for 22 d; 5. Longitudinal section through apical bud, shows numerous scales; 6. Longitudinal section through clustered buds, shows secondary axillary buds. ABP: Axillary bud primordium; AB: Axillary bud; SAB: Secondary axillary bud.

腋芽生长过程中,芽基部周围陆续有鳞片原基分化,之后外部鳞片生长速度快于内部生长点(顶端)并形成有鳞片包裹的腋芽结构(图版 II :5)。培养 22 d 后,随着腋芽不断生长分化,腋芽的叶腋处分化出二级腋芽,三级侧芽,形成簇状的丛生芽(图版 II :6)。培养到 36 d 时芽增殖系数达 4.9。

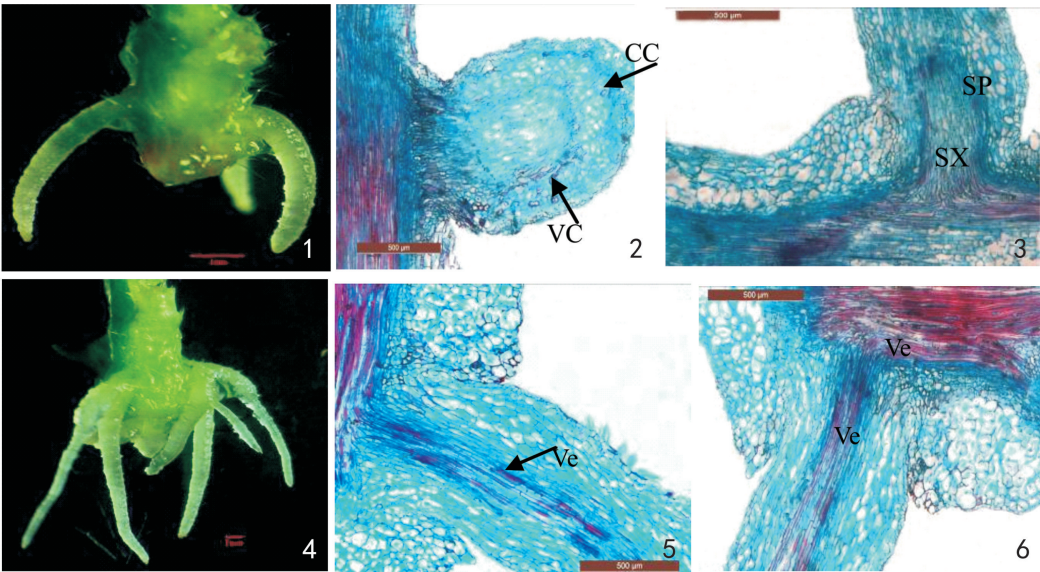
2.2 单芽不定根发生的形态与解剖学特征

2.2.1 不定根发生部位与发育过程 以油茶组培单芽为插穗扦插于生根培养基内培养,培养 15 d 左右,油茶组培芽苗茎段从外部形态看主要在基部沿

切口处出现黄绿色疏松的瘤状凸起(图版 III :1);解剖发现,单芽基部主要是由排列疏松无规则且高度无定型薄壁细胞组成,未见不定根原基发生(图版 III :2)。培养 16~19 d 时,单芽基部靠近愈伤组织或愈伤组织形成位置的中柱鞘相应部位细胞首先进行切向分裂,增加细胞层数,此时形成层的薄壁细胞也恢复强烈的分裂能力,在向内分裂分化木质部的同时,有的区域木质化程度较慢、较低,因此在此区域保留大量的薄壁细胞,加上形成层向外分裂的薄壁细胞,形成一个较宽的薄壁细胞区域,在此区域对



图版 III 组培苗不定根发生部位和发育过程的解剖结构 1. 单芽生根培养 15 d 基部形态；2. 单芽生根培养 15 d 基部解剖结构；3. 单芽生根培养 19 d 基部解剖结构；4. 单芽生根培养 25 d 基部纵切面。Ca：愈伤组织；Mc：分生细胞；RP：根原基。
Plate III Anatomical structure of originated site and developing process of adventitious root provided by plantlets under microscope 1. Rooting medium for 15 d, shows the lower end of a singular bud; 2. Longitudinal section of the lower end of a singular bud, in rooting medium for 15 d; 3. Longitudinal section through the lower end of a singular bud and one root, in rooting medium for 19 d; 4. Longitudinal section through one root and stem, in rooting medium for 25 d. Ca: Callus; MC: Meristematic cell; RP: Root primordium.



图版 IV 油茶组培苗不定根次生组织的形成与生长 1. 单芽生根培养 30 d 基部形态；2. 单芽生根培养 30 d 基部解剖结构；3. 单芽生根培养 35 d 基部解剖结构；4. 单芽生根培养 40 d 基部形态；5. 单芽生根培养 40 d 基部解剖结构；6. 单芽生根培养 45 d 基部解剖结构。VC：维管形成层；CC：木栓形成层；SX：次生木质部；SP：次生韧皮部；Ve：维管束。

Plate IV Formation and growth of secondary tissue in plantlets under microscope 1. Rooting medium for 30 d, the lower end of a singular plantlet, shows adventitious roots; 2. Rooting medium for 30 d, longitudinal section of the lower end of a singular plantlet; 3. Rooting medium for 35 d, longitudinal section through a root and stem; 4. Rooting medium for 40 d, the lower end of a singular plantlet; 5. Longitudinal section through one root and stem of a singular plantlet, in rooting medium for 40 d; 6. Longitudinal section through one root and stem of a singular plantlet, in rooting medium for 45 d. VC: Vascular cambium; CC: Cork cambium; SX: Secondary xylem; SP: Secondary phloem; Ve: Vessel.

应的形成层附近，有几十个细胞的分生细胞团——根原基，与周围的薄壁细胞明显不同，这些细胞排列的非常紧密，大小相等，细胞质浓，细胞核大呈球形，与周围细胞相比，核仁尤为明显，呈球型(图版 III：3)。培养 20~25 d 时，其顶端逐渐分化为生长点和根冠，最后生长点细胞进一步分裂、生长和分化，穿过皮层和愈伤组织，伸出表皮，成为肉眼可见的根((图版 III：4)。

2.2.2 根系次生组织的形成与生长 培养 26~30 d，根长<0.5 cm(图版 IV：1)，切片观察发现根的次生生开始，较早形成的初生结构中，开始出现次生分生组织——维管形成层和木栓形成层，前者不断侧向添加维管组织，后者形成周皮(图版 IV：2)。维管组织进一步向内形成新的木质部——次生木质部，向外形成新的韧皮部次生韧皮部(图版 IV：3)。培养 40 d 以上，根长>0.5 cm(图版 IV：4)，根系不断进行

次生长,使得根系变长变粗。随着不定根的发生发育,在根原基基部的薄壁细胞开始分化成大量的导管分子,而且这些导管分子变化很大,有的短粗,有的细长。此时根原基基部的导管分子弯曲,并向着根原基伸展的方向发展,随着薄壁细胞的不断分化,导管分子不断增多,使得一些导管分子慢慢靠近并相互连接(图版Ⅳ:5)。与此同时,在不定根纵轴方向,其轴心细胞从基部向根尖不断地发生变化,轴心细胞开始伸长,细胞核不明显,细胞质稀少,细胞染色较深。当不定根伸出皮孔后,已经伸长的细胞开始分化,形成导管分子,并与茎内的导管分子相连。与茎内当年分化的导管分子相比,不定根内的导管分子又细又长,随着不定根的发育,导管分子从基部向根尖不断的分化并慢慢相连,最终与茎内维管系统相通(图版Ⅳ:6)。

3 结论与讨论

3.1 油茶芽器官发生途径

在植物组织培养中,植物芽器官的发生途径通常可以分为器官间接发生途径与器官直接发生途径2种类型(薛银芳等,2012)。在器官间接发生途径中,外植体在培养基中的植物生长物质等因素的诱导下,其细胞经脱分化形成由薄壁细胞所组成的愈伤组织,在适宜的植物生长物质等培养条件下愈伤组织发生生理、生化上的改变,从而使细胞分裂的部位、方向发生改变,再分化出芽、根等器官。器官直接发生途径是器官发生过程中缺少间接途径所需的诱导愈伤组织阶段(张亚锋等,2007),外植体直接分化出器官。通过愈伤组织分化不定芽的方式获得再生植株变异率较高,通过茎尖或分生组织培养增殖侧芽可以保持基因型基本不变。如金万梅等(2009)对葡萄器官发生途径再生不定芽的遗传稳定性研究中发现,葡萄采用器官间接诱导途径变异频率为3%,而采用器官直接再生不定芽途径的遗传稳定性与母株的遗传稳定性相一致,没有发现突变材料。王鹏良等(2012)对器官直接发生途径诱导的油茶组培苗遗传稳定性进行 SRAP 分析,没有发现油茶组培苗出现遗传变异。器官间接发生途径变异率高的原因可能是器官发生过程中经脱分化形成愈伤组织,其过程易引起染色体变异而导致,但其机理还有待进一步研究。本试验油茶芽器官诱导过程中,叶柄处茎表皮薄壁细胞恢复分生能力不断分裂,叶腋

表皮细胞首先进行平周分裂,增加了细胞层数,然后进行平周与垂周分裂形成腋芽生长点,后继续旺盛分裂和增殖,直接发育形成芽。随着腋芽不断生长分化,腋芽的叶腋处分化出二级腋芽,三级侧芽最后形成簇状的丛生芽。油茶组培继代芽培养过程中基部虽有愈伤组织的形成,但愈伤组织没有再分化出芽原基。表明油茶组培芽器官直接来源于其芽原基的诱导,芽器官再生方式为器官直接发生方式。油茶以这种方式生成器官,有效地保持了其遗传的稳定性。

3.2 油茶不定根发生途径

不定根形成的关键是其原基的形成(王金祥等,2005)。不定根原基按其形成时间分为潜伏根原始体和诱导根原始体两种(刘云强等,2004)。潜伏根原始体是在植株发育早期未离体时就已产生,然后处于休眠状态,直到在适宜环境条件下才继续发育形成不定根;诱导根原始体是在接种后通过一定诱导条件,诱发形成的根原始体(郭素娟,1997)。通过油茶单芽解剖观察发现,油茶组培继代芽中没有潜伏根原基,油茶组培苗的不定根是由于在生根培养基上培养 15 d 后形成的诱生根原基发育而来。因此,油茶组培苗的不定根原基属于诱导型根原始体。诱导型根原始体的产生和发育必须具有促进其形成的物质和和根组织发育所必需的营养物质,在诱导油茶生根的培养基中选择合适的培养基和激素配比是油茶组培生根诱导最为重要的工作。

木本植物的不定根发生的形式分为愈伤组织生根和皮部生根两类,愈伤组织生根是芽基部发生愈伤组织,继而从愈伤组织内分化出根原基,再发育形成不定根;皮部生根是形成层或各部位的薄壁细胞脱分化,转变为类分生组织,继而分裂分化产生根原基,再分化发育形成不定根(丘醒球等,1995)。从解剖学中观察发现,油茶组培单芽不定根是由形成层的薄壁细胞分裂形成根原基,根原基不断向外进行伸长生长,并穿透愈伤组织而形成,因此属皮部生根类型。这与油茶扦插不定根形成过程的解剖观察结果有所不同。在油茶扦插生根中,插穗形成的根原基大多是由维管形成层的薄壁细胞分裂,但也有少数的不定根由愈伤组织中长出的,油茶扦插不定根发生的类型为愈伤组织生根和皮部生根的混合形式(叶小萍等,2013)。油茶组培单芽生根培养 25 天后开始维管形成层和木栓形成层,培养 40 d 以上形成的导管分子与茎内的导管分子相连,油茶组培苗的

不定根可以正常吸收水分和营养供植株生长,在这个时期移栽油茶组培苗将会获得较高的成活率。

参考文献:

- 李正理. 1996. 植物组织制片学[M]. 北京:北京大学出版社
- Guo SJ(郭素娟). 1997. Progress of Study on Rooting Anatomy and Physiology of Forest Tree Cuttings(林木扦插生根的解剖学及生理学研究进展)[J]. *J Beijing For Univ*(北京林业大学学报), **19**(4):64—69
- Li XS(黎先胜). 2005. Study on the development and utilization of camellia resources in China(我国油茶资源的开发利用研究)[J]. *J Hunan Sci Eng Univ*(湖南科技学院学报), **26**(11):127—129
- Liu YQ(刘云强), Yang JM(杨建民), Peng WX(彭伟秀), et al. 2004. The anatomical study on the rooting of the green shoot cutting propagation of two kinds of *Tilia*(两种椴树嫩枝扦插生根的解剖学研究)[J]. *J Agric Univ Hebei*(河北农业大学学报), **27**(2):33—37
- Qiu XQ(丘醒球), Yu QZ(余倩珠), Zhang SH(张少翊), et al. 1995. Anatomical study on the rooting of *Eucalyptus* cuttings(桉树插条生根解剖研究)[J]. *For Res*(林业科学研究), **8**(2):170—176
- Wan JM(金万梅), Dong J(董静), Wang YH(王媛花), et al. 2009. Genetic Fidelity of regeneration adventitious shoots in grape through organogenesis(葡萄器官发生途径再生不定芽的遗传稳定性)[J]. *Mol Plant Breed*(分子植物育种), **7**(2):375—379
- Wang JX(王金祥), Yan XL(严小龙), Pan RZ(潘瑞炽). 2005. Relationship between adventitious root formation and plant hormones(不定根形成与植物激素的关系)[J]. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **41**(2):133—142
- Wang PL(王鹏良), Wu YM(吴幼媚), Cai L(蔡玲), et al. 2012.

- Analysis on the genetic stabilitis of tissue culture plantlets of ‘Cenruan No. 3’ of *Camellia oleifera* with SRAP molecular markers(油茶岑翠 3 号组培苗遗传稳定性 SRAP 分析)[J]. *Chin For Sci Technol*(林业科技开发), **26**(6):17—19
- Wang R(王瑞), Chen RZ(陈永忠), Wang XN(王湘南), et al. 2009. Study on leaf callus induction of *camellia oleifera* superior clone(油茶优良无性系叶片愈伤组织诱导研究)[J]. *Non-wood For Res*(经济林研究), **27**(2):35—39
- Wang R(王瑞), Chen RZ(陈永忠), Wang XN(王湘南), et al. 2012. Effect of different explants and phytohormone on callus induction of *Camellia oleifera*(不同外植体及植物激素对油茶愈伤组织诱导的影响)[J]. *Chin Agric Sci Bull*(中国农学通报), **28**(19):29—32
- Wu YM(吴幼媚), Wang YH(王以红), Cai L(蔡玲), et al. 2012. Study on rooting of single buds of *Camellia oleifera*(油茶单芽组培生根研究)[J]. *West For Sci*(西部林业科学), **41**(4):25—28
- Xue YF(薛银芳), Zhao DQ(赵大球), Zhou QH(周春华), et al. 2012. Research advances of Herbaceous peony tissue culture(芍药组织培养的研究进展)[J]. *Northern Horti*(北方园艺), (4):167—170
- Yao XH(姚小华), Wang KL(王开良), Luo XF(罗细芳), et al. 2005. The status and development of *Camellia oleifera* industrialization in China(我国油茶产业化现状及发展思路)[J]. *Chin For Sci Technol*(林业科技开发), **19**(1):3—6
- Ye XP(叶小萍), Huang YF(黄永芳), Yang HJ(羊海军), et al. 2013. Anatomical observation on the rooting process of *Camellia oleifera* cuttings(油茶插穗生根过程的解剖学观察)[J]. *Subtr Plant Sci*(亚热带植物科学), **42**(1):35—39
- Zhang YF(张亚锋), Cao JS(曹家树), Wu T(武涛). 2007. Establishment of regeneration system and its applications in Squashes(*Cucurbita*)(南瓜属植物再生体系的建立及其应用)[J]. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **43**(3):599—604

(上接第 779 页 Continue from page 779)

- Progress in biosynthetic pathway and its biological functions of plant carotenoid(类胡萝卜素的生物合成途径及生物学功能研究进展)[J]. *J Biol*(生物学杂志), **19**(6):1—3
- Harley PC, Sharkey TD. 1991. An improved model of C_3 photosynthesis at high CO_2 : reversed O_2 sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast[J]. *Photosyn Res*, **27**:169—178
- Joseph CV Vu, Leon H Allen Jr, Russ W Gesch. 2006. Up-regulation of photosynthesis and sucrose metabolism enzymes in young expanding leaves of sugarcane under elevated growth CO_2 [J]. *Plant Sci*, **171**(2):123—131
- Li M(黎明), Ma HC(马焕成), Li FX(李复秀), et al. 2005. Effects of urban air pollution on air exchange behavior and chlorophyll fluorescence in leaves of *Parakmeria yunnanensis* seedlings(城市大气污染对云南拟单性木兰苗期气体交换及叶绿素荧光的影响)[J]. *J Northwest For Univ*(西北林学院学报), **20**(2):46—50
- Liao LJ(廖凌娟), Cao HL(曹洪麟), Wu LF(吴林芳), et al. 2011. Effects of auto-exhaust pollution on four native ornamental trees: stomatal and photosynthetic responses(交通尾气污染对城市绿

- 化乡土树种的影响:气孔、光合生理的响应)[J]. *J Trop Subtr Bot*(热带亚热带植物学报), **19**(5):446—452
- Pal A, Kulshreshtha K, Ahmad KJ, et al. 2002. Do leaf surface characters play a role in plant resistance to auto-exhaust pollution [J]. *Flora*, **197**:47—55
- Tao ZY(陶宗娅), Zou Q(邹琦). 1999. Molecular mechanisms of photodamage and protective mechanism against photoinhibition and photodamage in photosynthetic apparatus of higher plant(植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制)[J]. *Southwest Chin J Agric Sci*(西南农业学报), **12**(S2):9—16
- Xiao RB(肖荣波), Zhou ZX(周志翔), Wang PC(王鹏程), et al. 2004. Landscape pattern analysis and comprehensive assessment of greenbelt in Wuhan steel & iron industrial district(武钢工业区绿地景观格局分析及综合评价)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **24**(9):1 924—1 930
- Zhou CL(邹春雷), Wu FZ(吴凤芝), Zheng Y(郑洋). 2008. Progress on studies on plant responses to elevated carbon dioxide(高 CO_2 浓度对植物的影响研究进展)[J]. *J Northeast Agric Univ*(东北农业大学学报), **39**(3):134—139