

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第10期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.10.010

论文标题： 实心竹对水淹胁迫的光合和生理响应

作　　者： 杨 曦，陈倩汐，郭 欣，等

收稿日期： 2025-06-17

引文格式： 杨曦,陈倩汐,郭欣,等.实心竹对水淹胁迫的光合和生理响应[J].中南林业科技大学学报,2026,46(10):114-123.

Yang X, Chen Q X, Guo X, et al. Responses of *Phyllostachys heteroclada* f. *solida* to photosynthesis and physiology under waterlogging stress[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):114-123.

相关论文推荐

Recommended articles

不同竹种对淹水胁迫的生理响应

Physiological responses and comprehensive evaluation of different bamboo species under waterlogging stress

水分胁迫及恢复对白兰幼树叶片光合生理特性的影响

Effects of water stress and recovery on the physiological and ecological characteristics of Michelia×alba sapling

水分胁迫对山乌桕幼苗生长及生理生化的影响

Effects of water stress on the growth, physiological and biochemical characteristics of *Sapium discolor* seedlings

水分胁迫对闽楠幼苗生理及光合特性的影响

Effects of water stress on the physiological and photosynthetic characteristics of *Phoebe bournei* seedlings

持续淹水胁迫对美洲黑杨幼苗生长及生理生化的影响

Effects of continuous waterlogging stress on growth, physiology and biochemistry of *Populus deltoides* seedlings

水分胁迫对桢楠幼树光合生理特性的影响

Effects of water stress on photosynthetic physiology characteristics of *Phoebe zhennan* seedlings

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.10.010
http: //qks.csuft.edu.cn

实心竹对水淹胁迫的光合和生理响应

杨 曦[a, b]，陈倩汐[a]，郭 欣[a]，何天友[a]，荣俊冬[b]，郑郁善[b]，陈凌艳[a]
（福建农林大学 a. 风景园林与艺术学院；b. 林学院，福建 福州 350002）

摘 要：【目的】研究不同水淹深度在特定水淹时段对实心竹的生理影响，探究对叶片光合、叶绿素荧光参数以及对抗氧化系统的作用与响应机制，从生理生态层面揭示实心竹的水淹耐受能力及对水淹胁迫的响应。【方法】本研究选择两年生实心竹苗，采取模拟水淹的方式，分为田间持水量 70.00% 的对照（CK）、根淹（GY）和深淹（SY）处理，分为 Day0、Day10、Day20、Day30 以及 Day40 共 5 个时间梯度，测定光合色素含量、光合气体交换参数、叶绿素荧光参数、渗透调节物质含量以及抗氧化酶活性。【结果】1）实心竹光合色素含量呈先下降后上升的趋势，但整体仍低于 CK 组，GY 组叶绿素 a 在胁迫 30 d 时降至谷值，较 CK 组下降了 48.97%。叶绿素 b 在两组中均为 30 d 时最低，分别较 CK 组下降了 48.09% 和 62.15%；2）不同强度水淹处理对实心竹叶片光合气体交换参数的影响显著（$P < 0.05$）。随水淹时间延长，各处理组净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、气孔导度（G_s）均下降，在胁迫后期，SY 组分别较 CK 下降了 86.87%、78.02% 和 60.00%，胞间 CO_2 浓度（C_i）则持续上升。不同处理组叶绿素荧光参数差异明显，但 GY 组和 SY 组变化趋势相似，初始荧光（F_o）和非光化学淬灭系数（NPQ）呈现上升趋势、最大荧光（F_m）和光化学淬灭系数（qP）总体呈下降趋势；3）随水淹时间延长，不同水淹处理对实心竹叶片丙二醛（MDA）含量的影响不同：GY 组呈“升高 - 降低 - 升高”趋势，而 SY 组则先升后降，并在 Day30 达到峰值，较 CK 上升了 56.92%。脯氨酸（PRO）含量方面，2 个处理组均持续上升；4）超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）大体呈初期快速上升后期缓慢下降的趋势。【结论】实心竹在水淹初期通过迅速提高 SOD、POD 和 CAT 活性来应对胁迫压力。水淹中期，水中淹没部分的叶片会出现黑斑并脱落，光合色素含量减少，光合作用也逐渐降低。随着胁迫时间延长，尽管实心竹的光合作用和叶绿素荧光参数呈削弱态势，但体内的抗氧化酶活性仍高于 CK，并且叶绿素的含量也逐渐回升，这说明植物仍处在自身代谢调节阶段。综上所述，实心竹有一定耐淹能力，能在较长时间水淹下维持基本生长代谢。基于此特性，实心竹可作为有潜力的园林植物，推广应用于城乡海绵城市与滨水绿化建设。

关键词：竹类；水淹胁迫；光合；生理
中图分类号：S795；S718.43 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)10-0114-10

Responses of *Phyllostachys heteroclada* f. *solida* to photosynthesis and physiology under waterlogging stress

Yang Xi[a,b], Chen Qianxi[a], Guo Xin[a], He Tianyou[a], Rong Jundong[b], Zheng Yushan[b], Chen Lingyan[a]
(a. College of Landscape Architecture and Art; b. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China)

Abstract:【Objective】To investigate the physiological impacts of different waterlogging depths on *Phyllostachys heteroclada* f. *solida* during specific waterlogging periods, and to explore the mechanisms underlying its effects on leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence characteristics, and the antioxidant system, thereby revealing its waterlogging tolerance and response strategies at the physiological and ecological levels.【Method】Two-year-old *P. heteroclada* f. *solida* seedlings were subjected to simulated waterlogging treatments, including a control group under normal moisture CK, GY and SY. Measurements of photosynthetic pigment content, gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters, osmoregulatory substance levels, and antioxidant enzyme activities were

收稿日期（Received）：2025-06-17 **修订日期**（Revised）：2025-09-23
基金项目：“十四五”国家重点研发计划项目（2023YFD2201201）；福建省自然科学基金项目（2023J1478），福建农林大学科技创新专项基金项目（KFB24066）。
第一作者：杨曦（yangxi_phl@163.com），硕士研究生。 **通信作者：**陈凌艳（fafucly@fafu.edu.cn），副教授，硕士研究生导师。
引文格式：杨曦 , 陈倩汐 , 郭欣 , 等 . 实心竹对水淹胁迫的光合和生理响应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(10):114-123.
Yang X, Chen Q X, Guo X, et al. Responses of *Phyllostachys heteroclada* f. *solida* to photosynthesis and physiology under waterlogging stress[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):114-123.

conducted at five time points (Day 0, Day 10, Day 20, Day 30, and Day 40).【Result】1) The content of photosynthetic pigments in *P. heteroclada f. solida* initially declines and then rises, though remaining lower than that in the CK group. In the GY group, chlorophyll a (Chl a) reaches its nadir on Day 30, decreasing by 48.97% compared to CK. Chlorophyll b (Chl b) in both waterlogging groups shows the lowest levels on Day 30, with reductions of 48.09% (GY) and 62.15% (SY) relative to CK; 2) Waterlogging intensity significantly affects photosynthetic gas exchange parameters ($P < 0.05$). Over time, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and transpiration rate (T_r) decline in all treatment groups, with SY showing reductions of 86.87%, 78.02% and 60.00%, respectively, compared to CK by the end of the stress period. Intercellular CO_2 concentration (C_i) increases continuously. Chlorophyll fluorescence parameters differ markedly among treatments, though GY and SY exhibit similar trends: initial fluorescence (F_o) and non-photochemical quenching (*NPQ*) rise, while maximum fluorescence (F_m) and photochemical quenching (*qP*) decline; 3) Waterlogging duration differentially influences malondialdehyde (MDA) content: GY follows a "rise-decline-rise" pattern, whereas SY peaks on Day 30 (56.92% higher than CK) before declining. Proline (PRO) content increases steadily in both treatment groups; 4) SOD, POD, and CAT activities generally increased rapidly initially and then declined slowly.【Conclusion】*P. heteroclada* f. *solida* responds to early waterlogging stress by rapidly elevating SOD, POD, and CAT activities. In the mid-stage, black spots appear on submerged leaves, which subsequently fall off, accompanied by reduced photosynthetic pigment content and photosynthesis. Despite the weakening of photosynthetic parameters over time, antioxidant enzyme activities remain higher than those in CK, and chlorophyll content gradually recovers, indicating that the plant is still in a phase of self-metabolic regulation. In summary, *P. heteroclada* f. *solida* demonstrates certain waterlogging tolerance, enabling it to sustain basic growth and metabolism under prolonged waterlogging. Based on this trait, it holds potential as a landscape plant for urban-rural sponge city and waterfront greening projects.

Keywords: bamboo species; waterlogging stress; photosynthesis; physiology

城市化进程的加快带来了诸多水生态问题，水淹便是其中较为常见且影响严重的非生物胁迫之一，极大地威胁着许多陆生植物的存活与生长，给城乡生态环境造成了不良影响。在此背景下，耐水淹植物因其独特的适应能力，成为应对水淹胁迫的关键所在。面对水淹胁迫，植物通常会形成两种应对策略：第一种是低氧静止策略（LOQS），它的特点体现在植物代谢和生长在水淹时会受到抑制，但水淹过后会迅速恢复更新生长，能在短期内忍受水淹胁迫；第二种是低氧逃避策略（LOES），其特点是植物会通过短时间快速伸长茎或叶，露出浅层水面以实现气体交换和光合作用[1]。相关研究表明，植物在应激状态（如光抑制、水淹胁迫、干旱胁迫等）下的光合响应体现在光合速率（P_n）和光化学淬灭系数（*qP*）降低[2-3]。在水淹环境下，氧含量降低到最佳水平以下时，土壤中就会缺氧，而缺氧通常是植物最先遇到的困境[4]。因此，在光合作用方面，通常表现为植物根系的呼吸受阻，光合速率显著下降，影响光合色素的合成，致使光合电子传递链受阻，从而损伤光系统 II（PS II）。在生理响应方面，长期的水淹环境会导致植物体内的水分失衡、O_2 和 CO_2 供应不足，造成有害物质的积累，这对植物的生长过程会造成不利的影响，但是耐性较好的植物自身会形成一套机制来抵抗缺氧造成的伤害[5-6]。此外，水淹胁迫还可能影响植物体内营养元素的吸收和激素分泌，导致能量供应不足，从而引发活性氧（ROS）大量积累，导致植物自身代谢能力降低，再通过自我调节激发诱导酶（如 SOD、POD 和 CAT 等），从而维持代谢平衡[7]。

水竹组 *Phyllostachys* sect. *Heterocladae* 是竹类植物中较耐水湿环境的一类，该组下有 12 个竹种[8]。已有部分研究者对水竹 *Phyllostachys heteroclada* 和河竹 *Phyllostachys rivalis* 在水淹胁迫下的适应性开展了研究，罗慧莹等[9]通过模拟水淹环境，系统测定了水竹的光合气体交换参数及光合色素含量的动态变化，水竹在胁迫短期内能够适应，但随着时间延长，水竹的光合参数逐渐下降至稳定，同时提高光合色素含量以适应水淹。李迎春[10]对河竹展开水淹胁迫研究，结果表明多数光合生理参数呈“M”形动态变化趋势，其叶片净光合速率前期和中期下降主因是气孔限制，后期是非气孔限制。但关于该组其他竹种的研究较少，亟待开展相关研究以填补竹类植物在城乡滨水环境、海绵城市建设中植物选择的缺位。

实心竹 *Phyllostachys heteroclada* f. *solida* 为禾本科 Poaceae 刚竹属 *Phyllostachys* 多年生草本植物，主要分布在福建、湖南等地，具有较强的耐寒性和适应性，能适应多种土壤和气候条件，是重要的笋用竹和材用竹。相较于水竹，实心竹竿壁较厚，且在较细的竿中表现为实心或近于实心[8]，其株形优美，具有很强的推广应用价值。

本试验选用实心竹为研究对象，采取模拟水淹的方法，研究水淹一段时间内不同的水淹深度对其生理影响，分析其光合作用和生理代谢过程，以期从生理生态角度揭示实心竹的水淹耐受能力以及对水淹胁迫的响应。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

2024 年 7 月，从福州青芳竹种园购入生长状况一致、健康、无虫害的实心竹苗共 25 株。平均株高 1.0 ～ 1.2 m。将采购回的苗木移栽于盆高 20 cm、盆口直径 24 cm 的花盆中，将其根部完全置于移栽盆底，覆盖营养土浇水（盆底预铺 5 cm 厚的营养土），营养土为复合基质，其组成成分包括珍珠岩、蛭石等无机矿物材料，并辅以有机质成分，确保基质中有机质含量不低于 30%。对试验植株实施常规水分管理，使其在稳定的水分条件下充分适应生长环境。正式试验地点选在福建农林大学试验大棚内。

2024 年 7 月 1 日，选择 10 株实心竹苗进行预试验，分别记录叶片出现明显的萎蔫和失绿状态的天数作为正式试验的处理天数，为 40 d。因此水淹胁迫设置 Day0、Day10、Day20、Day30 和 Day40 共 5 个时间梯度，并在每个时间梯度记录和收集相关的光合和生理指标。

于 2024 年 9 月 1 日进行正式试验。选取生长状况良好且长势一致的 15 盆实心竹苗进行水淹试验。对照组（CK）为正常水分管理，为田间持水量的 70%。水淹胁迫组分为 2 个组：水面深度为超出土层表面 1 cm 的根淹组（GY）以及超出土层 30 cm 的深淹组（SY），每个处理设置 5 个重复。对照组的试验植株平均 5 d 浇一次水，保证各植株材料正常生长所需要的水分。根淹和深淹组选择在长 98 cm、宽 76 cm、高 68 cm 的 PVC 水箱中进行。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 光合色素含量测定

参照胡秉芬等 [11] 的方法，分别于 Day0、Day10、Day20、Day30 和 Day40 采集鲜样，选取完整无病害植株的第 4 ～ 6 片叶。称取 0.1 g 的叶片放入 10 mL 离心管，用 95% 乙醇提取液浸泡，并用锡箔纸包裹住离心管在黑暗处静置 24 h，直至叶片发白。使用多功能酶标仪（Bio Tek，美国）测定波长 665、649 和 470 nm 下的值，最后根据相关公式计算叶绿素 a（Chl a）、叶绿素 b（Chl b）和类胡萝卜素（Car）。每个处理重复 3 次。

1.2.2 光合气体交换参数测定

分别于 Day0、Day10、Day20、Day30 和 Day40 的上午 9：00—11：00 进行光合测定，随机选取 3 株，选取每株中上部完全展开的功能叶（自顶向下第 3 ～ 5 片叶），每株随机采集 3 片健康叶片进行测定，采用 Li-6800（Li-COR，美国）测定不同时间梯度和水淹胁迫下实心竹叶片的净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、气孔导度（G_s）和胞间 CO_2 浓度（C_i）。设置基本参数 Fan speed：10 000 rpm，Flow：500 μmol·s^{-1}，每个处理 3 次重复。

1.2.3 叶绿素荧光参数测定

分别于 Day0、Day10、Day20、Day30 和 Day40 的 9:00—11:00 进行荧光测定，随机选取 3 株，选取每株中上部完全展开的功能叶（自顶向下第 3 ～ 5 片叶），每株随机采集 3 片健康叶片进行测定，采用 Li-6800（Li-COR，美国），测定不同时间梯度和水淹胁迫下实心竹叶片的初始荧光（F_o）、最大荧光（F_m），非光化学淬灭系数（*NPQ*）和光化学淬灭系数（*qP*）。设置基本参数 Fan speed：10 000 rpm，Flow：500 μmols^{-1}，每个处理 3 次重复。

1.2.4 生理指标测定方法

分别于 Day0、Day10、Day20、Day30 和 Day40 采集鲜样，选取完整无病害植株的第 4 ～ 6 片叶，轻拭叶片表面以去除灰尘及附生微生物，迅速置于无菌塑封袋中，并立即投入液氮桶中快速冷冻，样本转移至 -80 ℃冰箱进行保存。丙二醛（MDA）、脯氨酸（PRO）、超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）含量 / 活性均采用苏州科铭生物技术有限公司生产的试剂盒于一周内进行测定，具体测定方法严格按照产品说明书执行。

1.3 数据处理

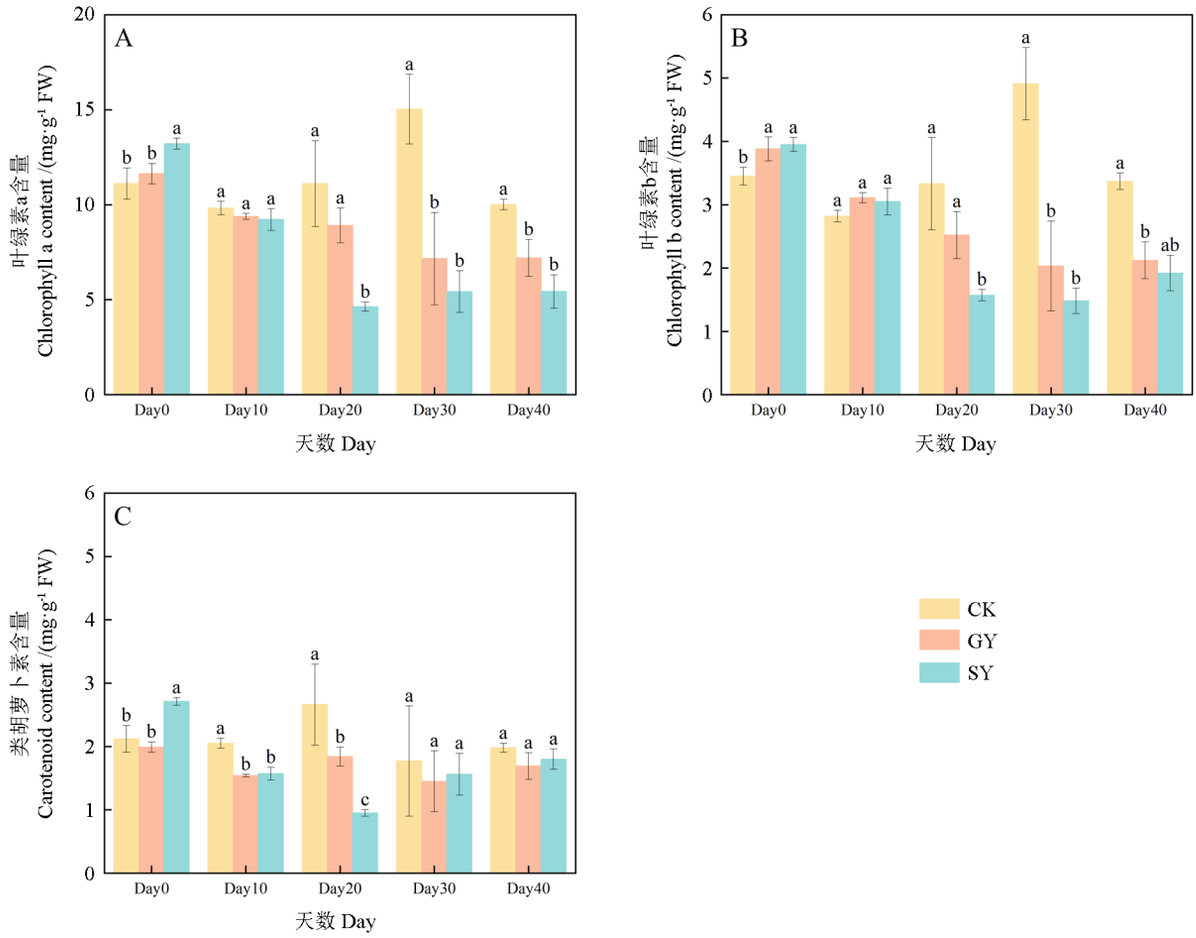
数据经 3 次重复测定后，使用 Excel 2019 软件进行预处理，随后使用 SPSS 27.0 软件对不同水淹深度处理组的数据开展单因素方差分析、Duncan 多重比较及相关性分析（显著性水平设为 $P < 0.05$），最终利用 Origin 2020 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 水淹胁迫对实心竹叶片光合色素含量的影响

光合色素含量可以作为评估植物叶片光合作用及植株健康状态的主要指标。因此，通过分析其含量变化可以了解植物应对逆境胁迫的响应。植物在不同水淹胁迫处理下光合色素含量合成能力降低的程度也存在差异。

在模拟水淹胁迫的试验条件下（图 1），实心竹叶片中的 Chl a、Chl b 以及 Car 含量随胁迫时间的延长，均表现出先下降后上升的动态变化趋势。



不同小写字母表示同一时间梯度下不同处理组的显著差异 ($P < 0.05$)，下同。
Different lowercase letters represent significant differences among different treatment groups under the same time gradient ($P < 0.05$), the same below.

图 1　不同水淹胁迫处理下实心竹叶片光合色素含量的变化（平均值 ± 标准差）

Fig. 1　The changes in photosynthetic pigment content of *P. heteroclada* f. *solida* leaves under different waterlogging stress treatments (Mean±SD)

然而，尽管这些光合色素含量在胁迫后期有所回升，但其整体水平仍显著低于 CK 组，表明水淹胁迫对实心竹叶片光合色素系统造成了显著影响。

GY 组实心竹叶片的 Chl a 含量在胁迫处理 Day30 时达到谷值，相较于 CK 组下降了 48.97%，反映出 GY 组处理下实心竹叶片在胁迫中期 Chl a 合成受到严重抑制，光合作用显著减弱。SY 组的 Chl a 含量在 Day20 时为谷值，其含量较 CK 组下降了 58.32%，表明 SY 组处理对 Chl a 合成的抑制作用更为迅速且强烈。

对于 Chl b 含量，GY 组和 SY 组均在 Day30 时达到最低点，分别较 CK 组下降了 48.09% 和 62.15%。这一结果表明，水淹胁迫对 Chl b 合成的影响与 Chl a 相似，但 SY 组处理下 Chl b 含量的下降幅度更为显著。

在 Car 含量方面，各处理组在 Day20 时表现出显著的组间差异（$P < 0.05$）。其中，GY 组和 SY 组的 Car 含量分别较 CK 组下降了 30.83% 和 64.29%，表明水淹胁迫同样对 Car 的合成造成了显著影响，且 SY 组处理下 Car 含量的下降幅度更为显著。

2.2　水淹胁迫对实心竹叶片光合气体交换参数的影响

在水淹胁迫持续的过程中（图 2），不同强度的水淹处理对实心竹叶片光合气体交换参数产生了显著的差异化影响（$P < 0.05$）。具体而言，随着水淹胁迫时间的延长和胁迫程度的加剧，各处理组的 P_n、T_r 和 G_s 均呈总体下降的趋势，而 C_i 则与之相反，呈持续升高的趋势。

与 CK 组相比，GY 组与 SY 组的 P_n 值均出现了显著下降。特别是在胁迫处理 Day40 时，SY 组和 GY 组的 P_n 值分别较 CK 组下降了 86.87% 和 86.69%，表明水淹胁迫严重抑制了实心竹叶片的光合作用能力，导致碳同化效率大幅降低。

T_r 的变化趋势在 GY 组和 SY 组之间同样也存在差异。GY 组的 T_r 值在 Day10 达到峰值（2.49 mmol·m^{-2}·s^{-1}）之后随着胁迫时间的延长而逐

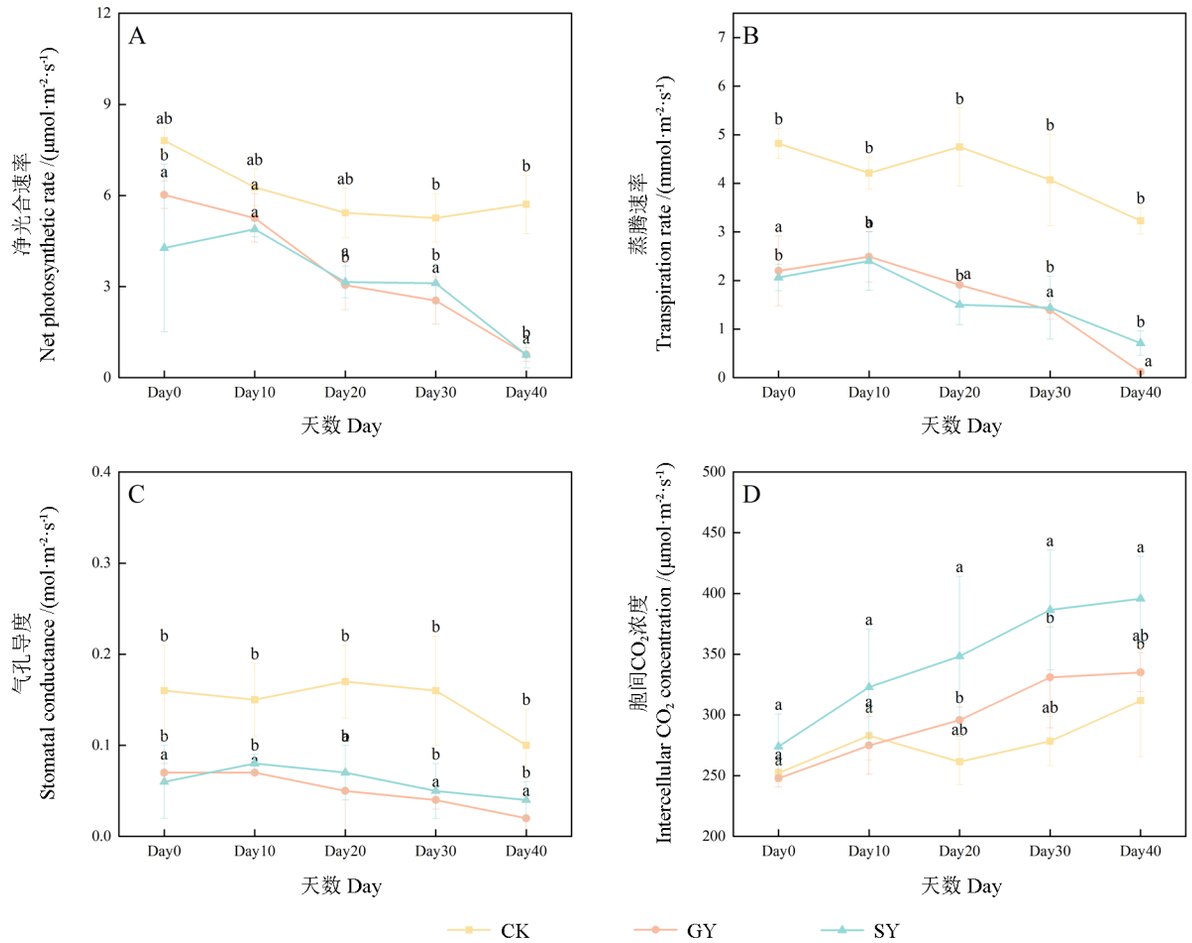


图 2 不同水淹胁迫处理下实心竹叶片光合气体交换参数的变化（平均值 ± 标准差）

Fig. 2 Changes in photosynthetic gas exchange parameters of *P. heteroclada* f. *solida* leaves under different waterlogging stress treatments (Mean±SD)

渐下降，至 Day40 时降至谷值（0.12 mmol·m^{-2}·s^{-1}）。而 SY 组的 T_r 值同样在 Day10 达到峰值（2.40 mmol·m^{-2}·s^{-1}），但其后续下降幅度较 GY 组更为平缓，至 Day40 时仍保持在 0.71 mmol·m^{-2}·s^{-1}，SY 组 T_r 较 CK 下降了 78.02%。这一差异可能反映了 GY 组和 SY 组在应对水淹胁迫时，对水分调控机制的不同响应策略。

G_s 的变化趋势在 GY 组和 SY 组间也存在显著差异。GY 组的 G_s 值在胁迫初期呈先上升后下降的趋势，可能与其在胁迫初期通过调节气孔开度以维持一定水平的气体交换有关。然而，随着胁迫时间的延长，GY 组的 G_s 值逐渐下降，表明其气孔调节能力受到抑制。相比之下，SY 组的 G_s 值在整个胁迫期间则呈持续下降的趋势，且除 Day0 外，各时间梯度的 G_s 值均为 CK ＞ SY ＞ GY，表明 SY 组的气孔调节能力较 GY 组更早受到抑制，且抑制程度更为严重。到 Day40 时，SY 组 G_s 较 CK 下降了 60.00%。

与 CK 组相比，GY 组和 SY 组的 C_i 值均随着胁迫时间的延长而持续上升。至 Day40 时，GY 和 SY 的 C_i 均呈持续直上升的趋势。GY 的 C_i 较 Day0 上升了 35.18%，SY 较 Day0 上升了 44.29%。

总体而言，GY 组和 SY 组的光合气体交换参数均显著低于 CK 组，但处理组之间未达到显著水平（P ＞ 0.05），表明不同强度的水淹处理在抑制实心竹光合气体交换功能方面可能具有相似的机制或效应。

2.3 水淹胁迫对实心竹叶片叶绿素荧光参数的影响

由图 3A 和图 3B 可知，不同处理组下的叶绿素荧光参数存在明显的差异。但 GY 组和 SY 组的变化呈现出相似的趋势，F_o 呈持续上升的趋势，F_m 呈持续下降的趋势。水淹初期，各处理组变化差异不显著。随着水淹时间到达 Day30，处理间差异增大，GY 组和 SY 组的 F_o 显著高于 CK，且 F_m 显著低于 CK（P ＜ 0.05）。

由图 3C 和 3D 可知，随着水淹时间延长和胁迫深度增大，实心竹叶片的 *qP* 总体呈下降趋势，*NPQ* 呈升高趋势，不同处理组之间的变化幅

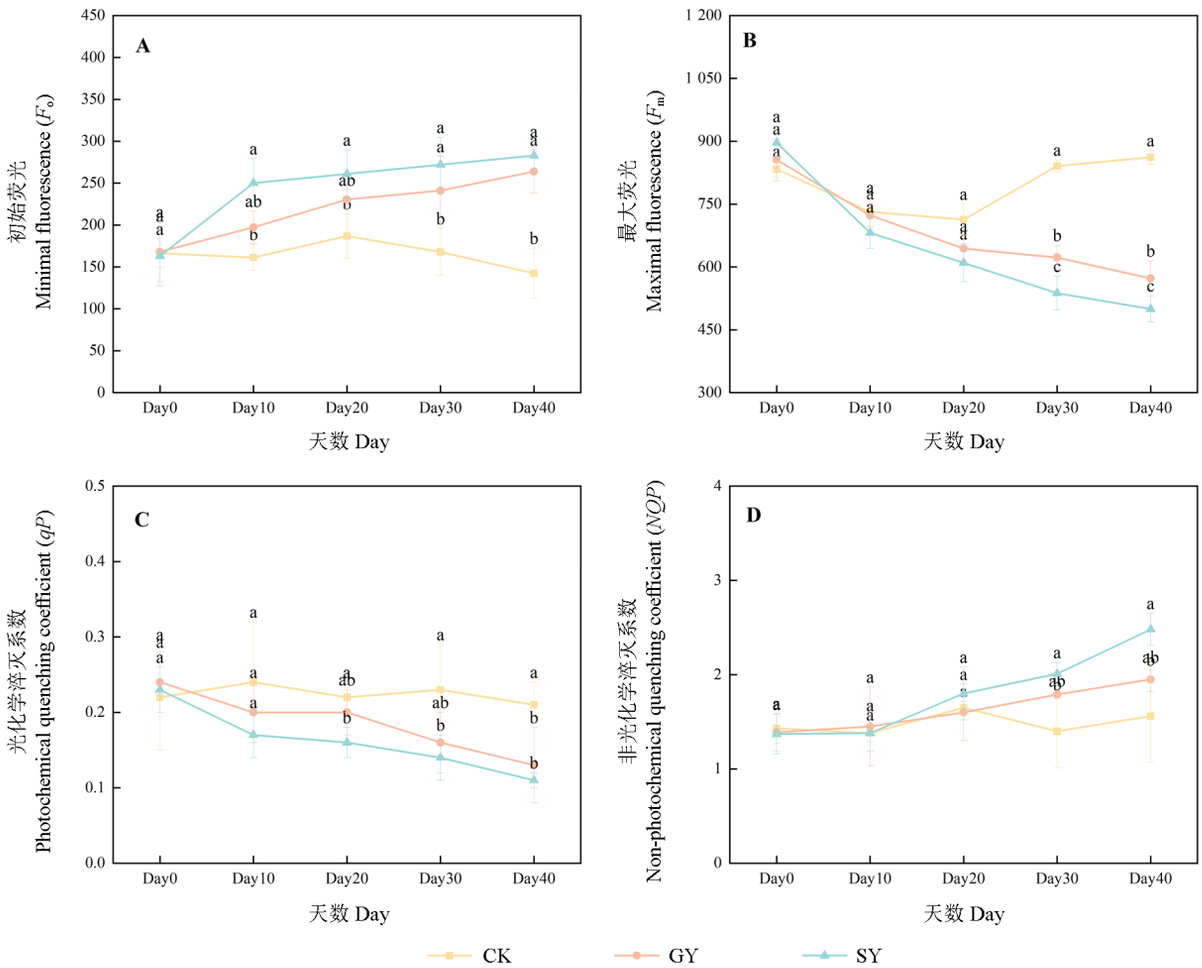


图 3　不同水淹胁迫处理下实心竹叶片叶绿素荧光参数的变化（平均值 ± 标准差）

Fig. 3　Changes in chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *P. heteroclada* f. *solida* under different waterlogging stress treatments (Mean±SD)

度也不同。水淹前 20 天，各处理组之间差异不显著（$P > 0.05$）。水淹 Day40，GY 和 SY 的 *qP* 均显著低于 CK，分别较 CK 显著降低了 38.10% 和 47.62%，*NPQ* 较 CK 升高了 25.58% 和 58.97%（$P < 0.05$）。

2.4　水淹胁迫对实心竹叶片 MDA 和 PRO 的影响

由图 4A 可知，随着水淹胁迫时间的延长，不同水淹胁迫处理对实心竹叶片的 MDA 含量变化趋势不同，GY 组呈现“升高 - 降低 - 升高”的趋势，SY 组则呈先升高后降低的趋势。Day10 时，GY 组的 MDA 含量较 CK 上升了 43.80%，但在 Day20 之后，GY 组和 CK 组差异未达到显著水平（$P > 0.05$）。淹水 10 d 之后，SY 组的 MDA 含量均显著高于 CK，并在 Day30 达到峰值，较 CK 上升了 56.92%。

由图 4B 可知，不同水淹胁迫对实心竹叶片的 PRO 含量呈现出相同的变化趋势，二者都随着水淹胁迫时间的延长呈持续上升的趋势。GY 组在 Day40 之前与 CK 组的差异不显著（$P > 0.05$），但在 Day40 时较 CK 上升了 30.86%，较 Day0 显著上升了 41.00%。SY 组从 Day10 时上升幅度加快，在 Day40 时较 CK 显著上升了 77.02%，较 Day0 上升了 80.40%（$P < 0.05$）。

2.5　水淹胁迫对实心竹叶片抗氧化酶活性的影响

由图 5A 可知，GY 和 SY 处理组实心竹叶片的 SOD 活性随着胁迫时间的延长均表现出先上升后下降的动态变化特征。具体而言，GY 组实心竹叶片的 SOD 活性在胁迫处理 Day20 时达到峰值，其活性值为 1 330.28 $U \cdot g^{-1}$，相较于胁迫处理 Day0 时的初始活性，上升幅度为 33.27%，但与对照组差异不显著（$P > 0.05$）。相比之下，SY 组实心竹叶片的 SOD 活性在胁迫处理 Day10 时即达到峰值，其活性值为 1 595.45 $U \cdot g^{-1}$。与 CK 组相比，SY 组在峰值时的 SOD 活性上升了 36.04%；同时，与胁迫处理 Day0 时的初始活性相比，SY 组的 SOD 活性上升幅度达到了 47.58%。

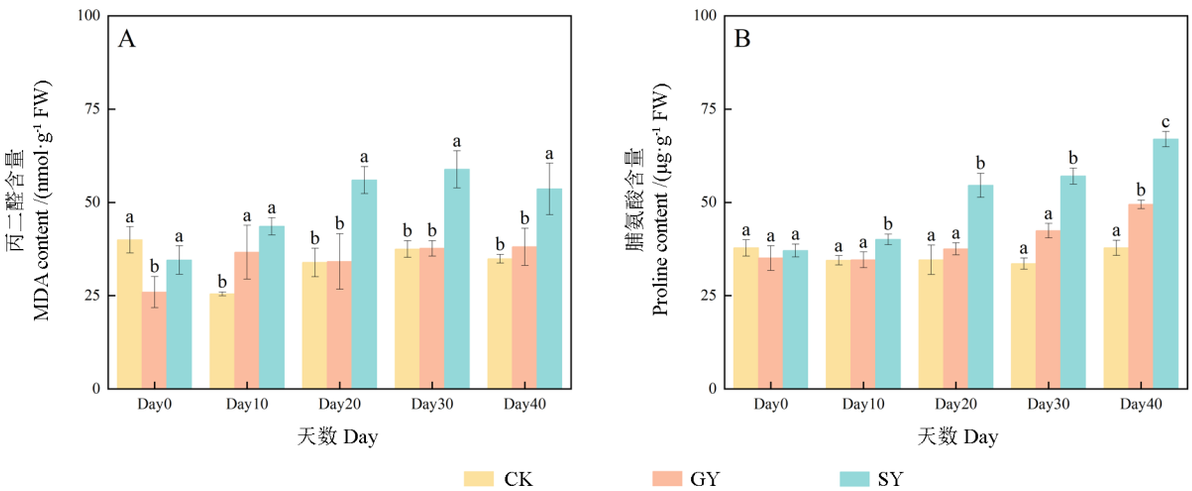


图 4 不同水淹胁迫处理下实心竹叶片 MDA 和 PRO 含量的变化（平均值 ± 标准差）

Fig. 4 Changes in MDA and PRO contents in *P. heteroclada* f. *solida* leaves under different waterlogging stress treatments (Mean±SD)

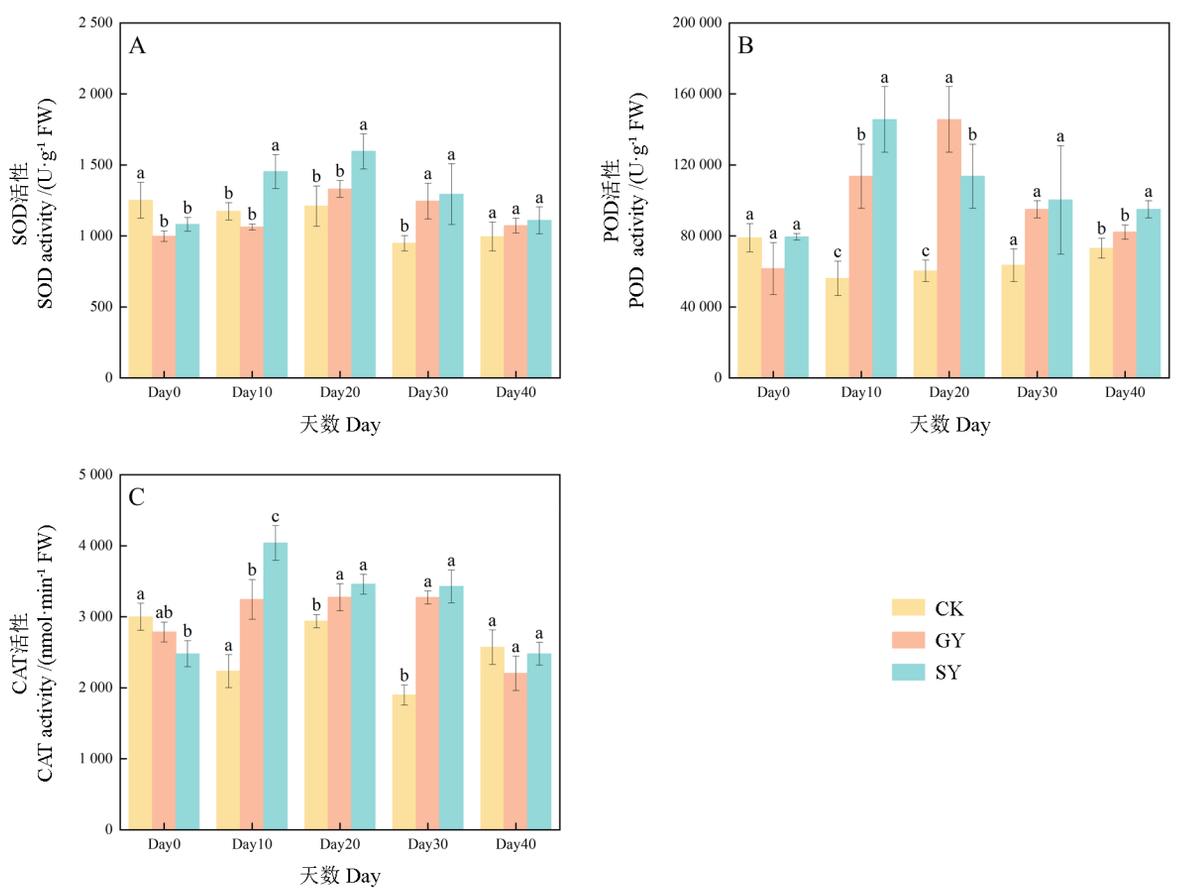


图 5 不同水淹胁迫处理下实心竹叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的变化（平均值 ± 标准差）

Fig.5 Changes in the activities of SOD, POD and CAT in *P. heteroclada* f. *solida* leaves under different waterlogging stress treatments (Mean±SD)

相较于 CK 组，GY 和 SY 处理组实心竹叶片的 POD 活性在胁迫持续的过程中，同样呈先上升后下降的动态响应模式（图 5B）。具体而言，不同处理组实心竹叶片的 POD 活性峰值出现时间存在显著差异：GY 组在胁迫处理进行至 Day20 时，POD 活性达到最大值，为 145 600 U·g^{-1}，而 SY 组则在胁迫处理 Day10 时即达到 POD 活性峰值，且峰值数值与 GY 组相同，但响应时间更早，这可能暗示 SY 处理组通过更快速的机制诱导了 POD 活性的上调，以应对胁迫初期的氧化压力。

图 5C 表明，GY 和 SY 处理组实心竹叶片的 CAT 活性在观测周期内总体呈先上升后下降的动

态变化趋势。具体而言，在 Day0 时，各处理组实心竹叶片的 CAT 活性与 CK 组相比并未展现出显著差异，表明此时处理对 CAT 活性的即时影响相对有限，实心竹叶片可能尚处于对环境变化的初步适应阶段。随着胁迫时间延长至 Day10，各处理组与 CK 组之间的差异逐渐显现并趋于显著。其中 SY 组的增幅尤为突出。相较于 CK 组，GY 组实心竹叶片的 CAT 活性在 Day10 时增加了 45.21%，而 SY 组则实现了高达 80.82% 的显著提升。这一结果表明，不同处理方式对实心竹叶片 CAT 活性的诱导效应存在显著差异，且 SY 处理在增强 CAT 活性方面表现出更为显著的效果。

3　讨　论

3.1　实心竹叶片光合作用的系统变化对水淹胁迫的响应

叶绿体作为光合作用的中心，对植物的生长和产量至关重要 [12]，光合色素含量可以作为评估植物叶片光合作用及植株健康状态的主要指标 [13]。因此，通过测量其含量变化可以了解植物应对逆境胁迫时是如何响应的。本试验结果表明，实心竹叶片处理组下的光合色素含量显著下降，但在胁迫后期，这些色素含量均表现出一定程度的恢复趋势，但图 1 结果显示，处理组的光合色素含量在后期仍显著低于对照组。这一现象表明，实心竹叶片在应对水淹胁迫的过程中，通过启动光合色素的合成或修复机制，以恢复部分光合作用。然而，这种恢复程度可能受到胁迫强度、持续时间以及植物自身抗逆性等多种因素的影响，因此到后期也低于 CK 组。文冠果 *Xanthoceras sorbifolium*[14] 和蓝果忍冬 *Lonicera caerulea*[15] 在水淹胁迫下其光合色素含量呈逐渐下降趋势，但水竹 [9]、河竹 [10]、杞柳 *Salix integra*[16] 等耐水淹植物则呈先下降后上升的趋势，与本研究结果相似。这表明实心竹能像水竹等耐淹植物通过自我调节重新分配光合色素以优化光能吸收和利用，并通过增加叶绿素合成补偿降解损失，维持一定的光合作用能力。

相较于前人对水竹 [9] 与河竹 [10] 的研究，实心竹在水淹胁迫下展现出更显著的光合色素含量优势。在水淹后期，实心竹的光合色素合成能力表现出更强的稳定性，同时呈现逐步回升的趋势。此外，在经历水淹胁迫后，实心竹的光合色素含量恢复程度明显高于水竹组内的其他植物种类，这进一步凸显了实心竹在应对水淹逆境时对光合色素的调控与保护能力。

光合作用对各种环境变化极为敏感，它需要平衡吸收的光能和通过各种代谢途径消耗的能量 [17]。植物面对水淹时，土壤含氧量降低，植物根系呼吸受阻，进而影响植株的气孔调节能力。本研究结果表明，不同强度的水淹处理都削弱了光合气体交换，具体表现为前期具有一定的稳定性，但随着胁迫程度的加剧，P_n、T_r 和 G_s 会大幅度下降，但 C_i 会持续上升。水淹胁迫下，由于激素（如脱落酸 ABA）诱导气孔关闭，从而导致 G_s 降低，限制 CO_2 转移到植株中并抑制光合作用 [18]。同时 G_s 下降限制了 CO_2 扩散出叶片，造成了 C_i 不断积累，从而降低卡尔文 - 本森循环（Calvin-Benson cycle）的活性，并导致光合电子传递链的过度减少 [17]。本试验结果与杂交构树 *Broussonetia papyrifera*[19] 和美洲黑杨 *Populus deltoides*[20] 的研究结果相似。

长时间的水淹胁迫和厌氧呼吸导致植物毒性化合物的积累，进一步抑制光合作用 [21]。叶绿素荧光参数可用于研究植物在逆境下对光系统 PS II 的响应，通过在光适应（Light-adapted）和暗适应（Dark-adapted）条件下的测量，可以判断叶片是否发生了光损伤 [22]。本研究中，F_o 和 *NPQ* 呈上升趋势，表明通过增加荧光和热耗散途径，减少过剩激发能对 PS II 的损伤；而 F_m 和 *qP* 则反之，表明 PS II 反应中心开放比例减少，光能捕获与电子传递能力显著受阻 [23]。这二者共同构成胁迫下的光保护机制，但长期胁迫会导致光合机构的不可逆破坏，影响植物生长与存活。这与桃金娘 *Rhodomyrtus tomentosa*[24] 和蓝莓 *Vaccinium uliginosum*[25] 等的研究结果相似。

3.2　实心竹叶片氧化损伤与抗氧化系统对水淹胁迫的响应

当植物遭受逆境胁迫时，MDA 含量升高，细胞膜系统受到损伤，因此 MDA 含量的升高通常被用作脂质过氧化的诊断指标 [26]。相反，若 MDA 水平降低，则意味着细胞膜中的氧化应激和脂质过氧化程度较低，有助于维持细胞膜的完整性和流动性。PRO 是一种关键的渗透保护剂，植物通过积累 PRO 来应对水淹或干旱等极端环境引发的渗透胁迫。本研究结果表明，PRO 在水淹胁迫下均呈上升趋势。这是由于植物细胞内 PRO 的积累维持细胞膨压，并通过稳定蛋白质和细胞膜结构、清除活性氧（ROS）以及调节渗透平衡来增强植物的抗逆性。本研究结果还表明，实心竹根淹与 CK

的 MDA 含量差异不显著，意味着浅水环境对实心竹影响较小；经过 30 d 的深淹之后较 CK 显著上升，表明深淹对实心竹的膜透性损伤较为严重，但 40 d 时开始下降，意味着实心竹调整代谢途径，逐渐缓解膜脂过氧化程度。植物为了保护细胞在逆境胁迫下免受 ROS 的破坏，已经进化出利用 CAT、POD 和 SOD 等抗氧化酶的复杂防御系统。本研究结果表明，SOD、POD 和 CAT 均呈先快速上升后下降的趋势，意味着抗氧化酶活性快速上升是植物对胁迫的应激反应，旨在迅速清除过多的 ROS，而后期实心竹逐渐适应水淹环境，抗氧化系统的需求降低，酶活性也随之下降。这与黄瓜 *Cucumis sativus*[27]、闽楠 *Phoebe bournei*[28] 和构树 *Broussonetia papyrifera*[29] 的研究结果相似。

实心竹 MDA 含量呈先缓慢上升后下降趋势，表明其在水淹初期能有效控制细胞膜氧化损伤，且后期修复能力强；PRO 持续上升，体现出其具有持久且稳定的渗透调节能力，可维持细胞正常生理功能，适应水淹环境。而前人对水竹 [9] 和河竹 [10] 的研究结果表明，MDA 快速上升后下降，说明其细胞膜受损伤大且恢复能力弱，抗逆性不稳定，在水淹环境中更易受伤甚至死亡。此外，实心竹抗氧化系统能迅速升高，在逆境初期快速启动防御机制，减少 ROS 对细胞的损伤。河竹和水竹抗氧化酶活性升高较慢，无法及时应对胁迫，导致细胞受损更严重、恢复能力更弱。

因此，实心竹在水淹胁迫下展现出独特的生理生态优势。在光合响应层面，后期其光合色素合成能力稳定性强且恢复程度高，能在一定程度上恢复光合响应，维持一定的光合作用。生理方面，水淹初期可有效控制细胞膜氧化损伤，同时稳定渗透调节。与其他水竹组植物相比，实心竹的抗氧化系统能迅速响应，及时启动防御机制，有效减少 ROS 对细胞的损伤，凸显出更强的耐水淹能力与适应机制。

4 结 论

综上所述，实心竹具有一定的耐淹性。水淹初期，实心竹展开自我防御机制，通过迅速提高 SOD、POD 和 CAT 的活性来应对胁迫压力。水淹中期，水中淹没部分的叶片会出现黑斑并脱落，光合色素含量减少，光合作用也逐渐降低。随着胁迫时间延长，尽管实心竹的光合气体交换参数和叶绿素荧光参数一直呈现削弱的势态，但植物体内的抗氧化酶的活性仍高于对照组，并且叶绿素的含量也逐渐回升，这说明实心竹仍处在自身的生理代谢调节阶段，从而延长了其应对不同水淹环境的适应能力。本研究中，各项指标存在不同的变化趋势，反映了实心竹在水淹胁迫下的复杂生理响应。基于此特性，实心竹可作为有潜力的园林植物，应用于海绵城市的建设或滨水绿化，充分发挥竹类植物在城乡生态修复中的作用。

参考文献：

[1] Li G J, Wei N, Hou H W. Uncovering the secrets of how plants adapt to water stress[J]. Plant, Cell & Environment,2025:1-14.

[2] Hikosaka K. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in photoinhibited leaves[J]. Functional Plant Biology,2021,48:815-826.

[3] Alexander A, Malenovský Z, Olejníčková J, et al. Meta-analysis assessing potential of steady-state chlorophyll fluorescence for remote sensing detection of plant water, temperature and nitrogen stress[J]. Remote Sensing of Environment,2015,168:420-436.

[4] Zhang Y J, Liu G Y, Dong H Z, et al. Waterlogging stress in cotton: damage, adaptability, alleviation strategies, and mechanisms[J]. The Crop Journal,2021,9:257-270.

[5] 刘泽彬 , 程瑞梅 , 肖文发 , 等 . 水淹胁迫对植物光合生理生态的影响 [J]. 世界林业研究 ,2013,26(3):33-38.
Liu Z B, Cheng R M, Xiao W F, et al. Effects of waterlogging stress on photosynthetic physio-ecological characteristics of plants[J]. World Forestry Research,2013,26(3):33-38.

[6] 陆日惠 , 周晓星 , 唐丽 , 等 . 喷施亚精胺对淹水胁迫下福建山樱花幼苗生理特性的影响 [J]. 湖南林业科技 ,2022,49(6):28-34.
Lu R H, Zhou X X, Tang L, et al. Effects of spermidine spraying on the physiological characteristics of *Cerasus campanulata* seedlings under flooding stress[J]. Hunan Forestry Science & Technology,2022,49(6):28-34.

[7] 夏斌 , 刘莹 , 胡尚春 , 等 . 水淹胁迫对虎尾草生理指标的影响 [J]. 东北林业大学学报 ,2019,47(7):31-36.
Xia B, Liu Y, Hu S C, et al. Physiological responses of *Chloris virgata* to different flooding stresses[J]. Journal of Northeast Forestry University,2019,47(7):31-36.

[8] 中国科学院中国植物志编辑委员会 . 中国植物志第 9 卷第 1 分册 [M]. 北京 : 科学出版社 ,2016:306.
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China, Vol. 9, Fasc. 1[M]. Beijing: Science Press,2016:306.

[9] 罗慧莹 , 苏文会 , 蔺晓云 , 等 . 水淹对水竹光合生理特征的影响 [J]. 生态学杂志 ,2024,43(1):115-121.
Luo H Y, Su W H, Lin X Y, et al. Effects of waterlogging on photosynthetic physiological characteristics of *Phyllostachys heteroclada*[J]. Chinese Journal of Ecology,2024,43(1):115-121.

[10] 李迎春 . 河竹对淹水环境的生理生态响应特征 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院 ,2017:22.
Li Y C. Eco-physiological responses of *Phyllostachys rivalis* to

waterlogging[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry,2017:22.

[11] 胡秉芬 , 黄华梨 , 季元祖 , 等 . 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度 [J]. 草业科学 ,2018,35(8):1965-1974.
Hu B F, Huang H L, Ji Y Z, et al. Evaluation of the optimum concentration of chlorophyll extract for determination of chlorophyll content by spectrophotometry[J]. Pratacultural Science,2018,35(8):1965-1974.

[12] Yoo Y H, Hong W J, Jung K H. A systematic view exploring the role of chloroplasts in plant abiotic stress responses[J]. BioMed Research International,2019:6534745.

[13] 孙莹 , 石锦安 , 邵小鹏 , 等 . 不同生境条件下光照强度对蓝花楹光合色素含量及开花的影响 [J]. 应用与环境生物学报 ,2015,21(6):1150-1156.
Sun Y, Shi J A, Shao X P, et al. Effects of light intensity on photosynthetic pigment content and flowering of *Jacaranda mimosifolia* D. Don in different habitat[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology,2015,21(6):1150-1156.

[14] 刘嘉俊 , 轩辕欣彤 , 郑保砼 , 等 . 淹水胁迫及恢复对文冠果幼苗形态及生理特性的影响 [J]. 经济林研究 ,2024,42(3):77-85.
Liu J J, Xuanyuan X T, Zheng B T, et al. Effects of waterlogging stress and restoration on morphological and physiological characteristics of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge seedlings[J]. Non-wood Forest Research,2024,42(3):77-85.

[15] 林靖童 , 王金刚 , 周琳 , 等 . 水分胁迫对蓝果忍冬幼苗生长和生理影响研究 [J]. 温带林业研究 ,2024,7(4):8-15.
Lin J T, Wang J G, Zhou L, et al. Study on the effects of water stress on the growth and physiology of *Lonicera caerulea* seedlings[J]. Journal of Temperate Forestry Research,2024,7(4):8-15.

[16] 曹旖旎 , 蔡泽宇 , 李晓刚 , 等 . 土壤淹水和铜污染对杞柳形态及生理生化特性的影响 [J]. 生态学杂志 ,2019,38(2):548-557.
Cao Y N, Cai Z Y, Li X G, et al. Effects of flooding and copper stress on phenotypic and physiological characteristics of *Salix integra* seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology,2019,38(2):548-557.

[17] Yamori W. Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress[J]. Journal of Plant Research,2016,129:379-395.

[18] Bashar K K, Tareq M Z, Amin M R, et al. Phytohormone-mediated stomatal response, escape and quiescence strategies in plants under flooding stress[J]. Agronomy,2019,9:43.

[19] 颜慧萍 , 陈谭星 , 曹力凡 , 等 . 水淹胁迫对杂交构树幼苗生长及光合生理特性的影响 [J]. 林业科技通讯 ,2023(10):70-73.
Yan H P, Chen T X, Cao L F, et al. Effects of flooding stress on growth and photosynthetic physiological traits of hybrid *Broussonetia papyrifera* seedlings[J]. Forestry Science and Technology,2023(10):70-73.

[20] 张江涛 , 杨淑红 , 晏增 , 等 . 水淹胁迫对美洲黑杨嫁接苗叶片色素及光合特性的影响 [J]. 上海农业学报 ,2024,40(4):44-50.
Zhang J T, Yang S H, Yan Z, et al. Effects of pigment and photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* grafted seedlings under waterlogging stress[J]. Acta Agriculturae Shanghai,2024,40(4):44-50.

[21] Parent C, Capelli N, Berger A, et al. An overview of plant responses to soil waterlogging[J]. Plant Stress,2008,2(1):20-27.

[22] Naumann J C, Young D R, Anderson J E, et al. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological response to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*[J]. Environmental and Experimental Botany, 2008,63:402-409.

[23] 冯胜利 , 马富裕 , 方志刚 , 等 . 水分胁迫对加工番茄光系统 II 的影响 [J]. 干旱地区农业研究 ,2009,27(1):163-167.
Feng S L, Ma F Y, Fang Z G, et al. Effects of water stress on photosystem II in tomato[J]. Agricultural Research in the Arid Areas,2009,27(1):163-167.

[24] 尹若汐 , 宋雨欣 , 丘建煌 , 等 . 水淹胁迫下桃金娘叶片生理及荧光特性研究 [J]. 中国野生植物资源 ,2022,41(6):12-17.
Yin R X, Song Y X, Qiu J H, et al. Effects of waterlogging stress on chlorophyll fluorescence and characteristics of physiological resistance of *Rhodomyrtus tomentosa* seedlings[J]. Chinese Wild Plant Resources,2022,41(6):12-17.

[25] 陈雪妮 , 李建挥 , 吴毅 , 等 . 水分胁迫对 2 个蓝莓品种叶绿素荧光特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2019,39(8):109-114,138.
Chen X N, Li J H, Wu Y, et al. Effects of soil water stress on chlorophyll fluorescence characteristic of two blueberry varieties[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2019,39(8):109-114,138.

[26] Alam P, Faizan M, Haider Sultan H, et al. Silicon oxide nanoparticles boost rice resilience to salinity by enhancing antioxidant defenses and stress regulation[J]. Plant Science,2025,359:112588.

[27] 张东萌 . 土壤盐渍化条件下不同砧木嫁接对黄瓜生理指标的影响 [D]. 大庆 : 黑龙江八一农垦大学 ,2021:40-41.
Zhang D M. Effects of grafting with different rootstocks on physiological indices of *Cucumis sativus* under soil salinization conditions[D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University,2021:40-41.

[28] 苏春莉 , 段姚 , 顾振瀛 , 等 . 水分胁迫对闽楠幼苗生理及光合特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2022,42(6):85-92.
Su C L, Duan Y, Gu Z Y, et al. Effects of water stress on physiological and photosynthetic characteristics of *Phoebe bournei* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2022,42(6):85-92.

[29] 吴永波 , 叶波 . 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响 [J]. 生态学报 ,2016,36(2):403-410.
Wu Y B, Ye B. Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica,2016,36(2):403-410.

[本文编校：吴　彬]