

当年生厚壁毛竹光合生理动态研究

李 建 杨清培 施建敏 方 楷 刘腾飞 杨光耀*

(江西农业大学/江西省竹子种质资源与利用重点实验室,江西 南昌 330045)

摘要:采用 Li-6400 便携式光合仪对当年生厚壁毛竹光合生理指标进行测定,分析净光合速率与光合有效辐射、空气相对湿度、气温和叶片气孔导度、叶绿素含量等因子在不同时间尺度上动态变化及相互关系。结果表明:不同季节厚壁毛竹净光合速率的日变化规律为,夏、秋季呈“双峰”曲线,冬、春季呈“单峰”曲线;全年动态变化表现为“单峰”曲线,其最高峰值出现在7月,为 $6.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,最低值出现在4月仅为 $0.88 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。夏季、秋季净光合速率较高,主要是有较高的叶绿素含量和适宜的生态因子,如较强的光合有效辐射和较适宜温度。冬季光合速率较低主要是光合有效辐射和气温较低;春季净光合速率较低,主要与叶片生理机能衰退、叶绿素含量较低有关。

关键词:厚壁毛竹;光合生理;动态变化

中图分类号:S795.7 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2010)04-0763-05

Dynamics of Photosynthetic Physiology of *Phyllostachys edulis* Pachyloen

LI Jian, YANG Qing-pei, SHI Jian-min,
FANG Kai, LIU Teng-fei, YANG Guang-yao*

(Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, JAU, Nanchang 330045, China)

Abstract: The photosynthetic rate of *Phyllostachys edulis* Pachyloen and related factors were studied in different time scales with the Li-6400 portable photosynthesis system. The results showed that the curves of diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) were different in 4 seasons, demonstrating bimodality in summer and autumn, and single peak curve in winter and spring. The annual variation of P_n showed a single-peak curve, the peak $6.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ occurred in July and trough minimum value $0.88 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ was in April. The higher P_n value in summer and autumn was due to higher chlorophylls content and optimum ecological factors, such as photosynthetic active radiation (P_{ar}) and air temperature (T_{air}); the lower P_n in winter was relative to lower P_{ar} and T_{air} , and in spring due to less chlorophylls content.

Key words: *Phyllostachys edulis* Pachyloen; photosynthetic physiology; dynamic characteristics

厚壁毛竹(*Phyllostachys edulis* Pachyloen)与毛竹[*Phyllostachys edulis*(Carr.) H. de Lehaie]相似,但笋略呈四方形,因笋壁厚而与毛竹不同。厚壁毛竹是江西特有的毛竹的一个栽培品种,由于其竹壁厚,笋味好、遗传稳定等特点,使之成为众多毛竹变异类型中唯一的材、笋兼优的栽培品种^[1-3],也是我国首个获得植物新品种保护权的竹类新品种。

收稿日期:2010-05-12 修回日期:2010-06-22

基金项目:国家自然科学基金(30760204)

作者简介:李建(1983-)女,硕士生,主要从事竹类资源利用研究, E-mail: Jianli12251225@163.com; * 通讯作者: 杨光耀 教授, E-mail: yanggy2004@126.com。

厚壁毛竹自发现以来,在厚壁毛竹的生物性状^[3]、生长特性^[4]及蒸腾特性^[5]等方面已开展了一系列的研究,而在光合生理方面研究相对薄弱^[6]。光合作用是植物重要的生命过程之一,也是植物物质生产的生理基础^[7-8],对植物生长发育具有重要意义。因此,它常作为林木遗传、生态适应及引种驯化评价的重要指标^[9-11]。开展厚壁毛竹生理生态特性的研究将有利于解释其厚壁性状的生理生态机理,为该种质资源的有效保护与推广应用提供必要的理论参考,同时为厚壁毛竹的经营管理提供科学依据。为了研究厚壁毛竹光合特性,本文以当年生厚壁毛竹为研究对象,采用 Li-6400 便携式光合测定仪对厚壁毛竹光合作用在不同时间进行活体测定,以期系统地了解当年生毛竹光合作用在不同时间尺度上的动态变化。

1 材料与方 法

1.1 实验地概况

实验地点为江西农业大学竹类植物种质园,地理位置为:东经 115°49′11″ ~ 115°49′23″,北纬 28°46′00″ ~ 28°46′30″,海拔 49.5 m。属中亚热带湿润季风气候,年平均气温 17.5 ℃,极端最高气温 40.6 ℃,极端最低气温 -9.3 ℃,全年平均降水量 1 754.9 mm,平均无霜期 294 d,日照率 43%,试验地为红壤^[10]。

1.2 研究方法

2008 年 6 月至 2009 年 5 月,采用 Li-6400 便携式光合测定仪,于晴好天气,选取 3 株长势良好的当年生厚壁毛竹,冠层中部(第 12 ~ 14 盘)的向南伸展枝条上部的成熟叶,每株标记 3 片叶子进行光合生理生态测定。日动态 08:00 ~ 18:00,每隔 2 h 测定 1 次;年动态每月选择 3 个晴天的上午 09:00 ~ 11:00 测定。测定指标包括:净光合速率(P_n)、气孔导度($Cond$)、胞间 CO_2 浓度(C_i)及气温(T_{air})、空气相对湿度(RH)。每次稳定测定持续时间 2 ~ 3 min^[11-12]。同时,采集同龄鲜叶 5 g 左右,用体积分数为 95% 乙醇提取叶绿素,用 722 分光光度计测量叶绿素含量^[14]。

2 结果与分析

2.1 净光合速率及相关影响因子的日动态

厚壁毛竹净光合速率及影响因子在不同季节的日变化(图 1)。由图 1-a 可以看出,在夏、秋季净光合速率的日变化总趋势表现为“双峰”曲线型,在冬、春季则表现为“单峰”曲线型。

夏季:08:00 时,净光合速率为 2.46 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,随光照强度的增加,气温逐渐升高,到 10:00 时净光合速率出现第 1 个峰值 6.96 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,但至 12:00 净光合速率却下降至 3.40 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,降幅达 52.07%,出现光合作用“午休”现象^[2,12]。14:00 净光合速率有所回升,出现第 2 峰值 3.65 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,但比第 1 峰值要低。最后,因天色渐晚,随光合有效辐射强度减弱,净光合速率慢慢降低。

秋季:净光合速率第 1 个高峰出现在 10:00 时,值为 5.09 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,随后逐渐下降,直到 14:00 时出现低谷,其值为 0.39 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。至 16:00 才出现第 2 个峰值 3.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,相比夏季要晚 2 h。可见,秋季“午休”时间比夏季长、程度深。

冬、春季:净光合速率的日变化均为“单峰”曲线,在 10:00 左右达到最大值,分别为 2.80 和 0.88 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。相对而言,春季净光合速率日变化曲线是全年中最平缓的,极差仅为 0.84 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,净光合速率也是最低,平均只有 0.50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,分别比夏、秋、冬低 2.42、1.63 和 0.89 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2.2 相关影响因子的日动态

光合有效辐射(P_{ar})、气温(T_{air})在不同季节全日变化均呈“单峰”曲线(图 1-b,图 1-c)。由图 1-b 可知,光合有效辐射(P_{ar})峰值均出现在 12:00 左右,且夏季[1 790 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] > 春季[1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] > 秋季[1 420 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] > 冬季[1 280 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$];由图 1-c 可知,气温(T_{air})峰值出现在 14:00 左右,夏季(38.1 ℃) > 秋季(29.8 ℃) > 春季(26.3 ℃) > 冬季(11.4 ℃)。

空气相对湿度(RH)的日动态表现为“V”型曲线(图 1-d)。上午较高,然后缓慢下降,至 14:00 ~ 16:00 时降到最低,傍晚时分有所回升。不同季节空气相对湿度有所差异,其最大值为夏季(69.57%) > 春季(68.57%) > 秋季(54.56%) > 冬季(52.48%),且秋季变化较为剧烈。

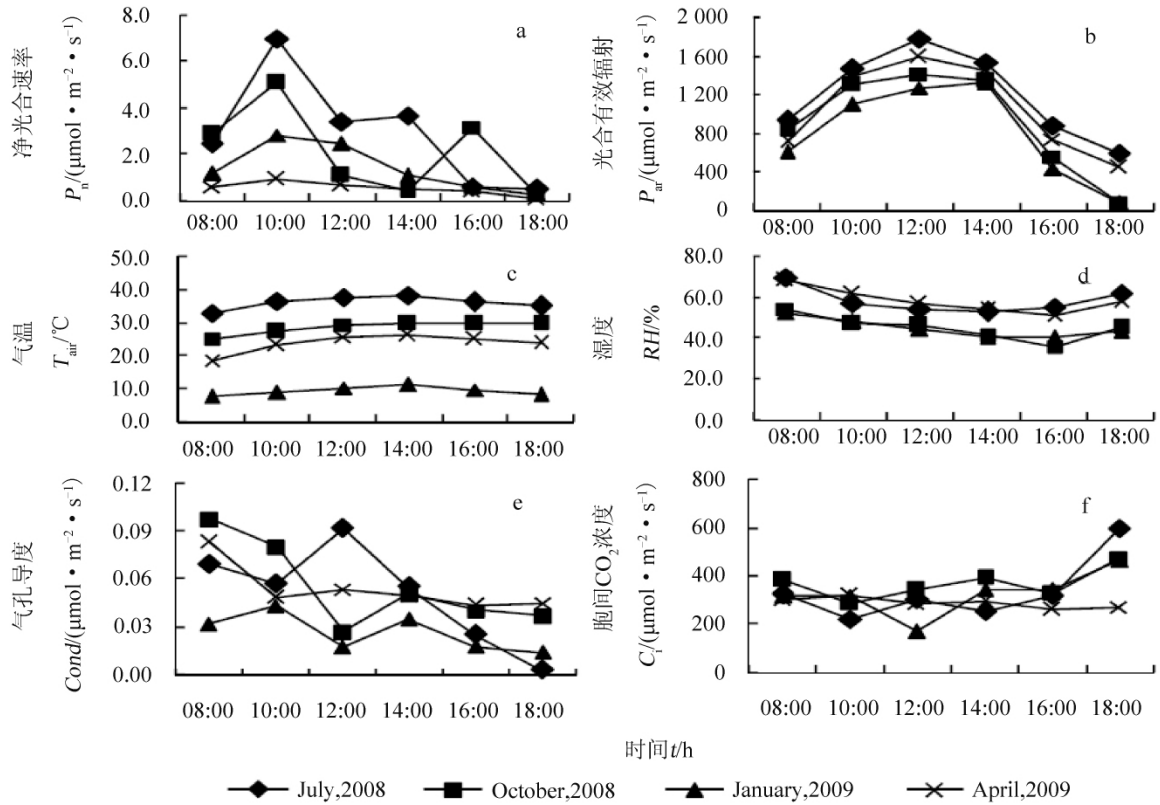


图1 净光合速率及相关影响因子日变化

Fig. 1 Diurnal variation of net photosynthetic rate and related factors

胞间 CO_2 浓度 (C_i) 日变化规律性不甚明显(图1-e)。夏、秋季随光合作用增强而降低,当“午休”现象发生时,其浓度由低转高,秋季可持续到14:00时,直到光合作用第2峰值的出现,然后才随光合作用的减弱而再次增加。冬、春季没有“午休”现象的发生,但胞间 CO_2 浓度日随光合作用的强弱变化而发生变化,光合作用较强时其浓度相对较低;反之,光合作用较弱时胞间 CO_2 浓度较高。

气孔导度 ($Cond$) 的日变化规律性不甚明显(图1-f)。春、夏季均表现为从早晨开始下降,到12:00升高至全天最大值。夏季变化最明显,其峰值可达 $0.09 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 秋、冬季与春、夏季相反,从早晨开始波动下降,到12:00降到最低,秋季可降至全天最低,其值为 $0.03 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 然后有所回升后再慢慢降低。

2.3 净光合速率及相关因子的年动态

厚壁毛竹净光合速率及相关因子年变化(图2)。由图2可看出,当年生竹自6月完全展叶至次年5月换新叶,其净光合速率的年动态变化有所波动,但整体上仍呈“单峰”曲线。净光合速率从6月开始上升,峰值出现在7月,净光合速率为 $6.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 然后缓慢下降,至次年4月净光合速率降至最低点,只有 $0.88 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 仅相当7月份的12.62%。

厚壁毛竹净光合速率的变化与相关因子和植物生长节律密切相关。夏季(6、7、8月份)新叶长成,生理活动较强,气温较高、光照充足,此时净光合速率达到一

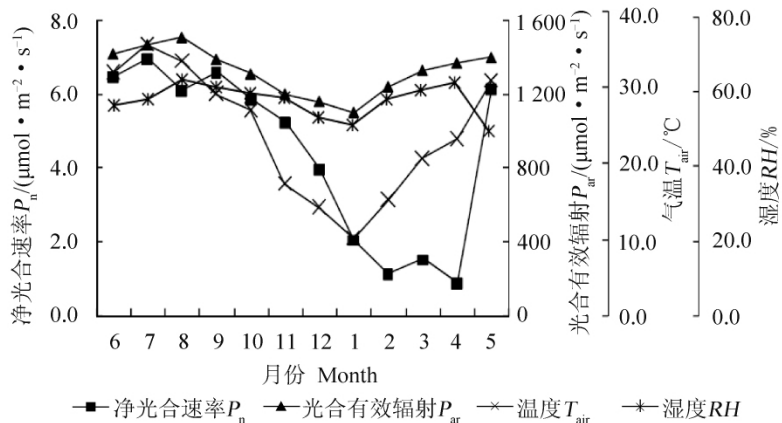


图2 净光合速率与相关因子的年变化

Fig. 2 Annual variation of net photosynthetic rate and related factors

年中的最高点;秋季(9、10、11 月份)光照、温度开始下降,天气干燥、空气湿度下降,净光合速率较低;冬季(12、1、2 月份)光照、温度、湿度均达到一年中的最低值,叶片生理活性也较低,净光合速率降幅较大;春季(3、4、5 月份)光照逐渐增强,气温开始回升,空气湿度增加,3 月份净光合速率略有回升,但由于此时叶片逐渐衰老,光合活性较低,致使净光合速率并不高,4 月份叶片开始凋落,净光合速率降至全年最低。5 月份新叶萌发后,净光合速率较前几个月有较大幅度的升高。从全年来看,净光合速率为:夏季 $[6.50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 秋季 $[5.89 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 春季 $[2.84 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 冬季 $[2.38 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$,年平均净光合速率为 $4.40 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2.4 叶绿素含量及比值年动态

厚壁毛竹叶绿素包括叶绿素 a 和叶绿素 b。厚壁毛竹叶绿素含量的年动态变化均呈“低—高一低”的“单峰”曲线(图 3)。6—11 月叶绿素含量持续增加。叶绿素(a+b)为 5.72 mg/g ,其中叶绿素 a 为 4.54 mg/g 。之后随着气温降低,叶绿素开始分解,其含量也逐渐下降,至次年 4 月,叶片完全衰老并开始凋落,叶绿素含量降至最低,叶绿素(a+b)仅为 2.48 mg/g 。5 月新叶展开,叶绿素含量开始上升,叶绿素(a+b)为 3.09 mg/g 。叶绿素(a+b)含量四季的平均值分别为:夏季(3.80 mg/g) > 秋季(4.77 mg/g) > 冬季(4.42 mg/g) > 春季(3.29 mg/g),年平均为 4.05 mg/g ,其中叶绿素 a 变化较大,而叶绿素 b 变化较小。

叶绿素 a/b 全年的变化趋势大体上也呈“单峰”曲线。12 月比值最高,其比值为 4.15 ;6、7、8 月和次年 4、5 月较低,均低于 2.0 。从各月比值与净光合速率来看,两者没有明显的相关性,但结合叶绿素含量变化曲线,不难发现在含量相近的情况下,比值较高的净光合速率一般较高。从 8、9 月来看,9 月的叶绿素 a/b 比值明显高于 8 月,净光合速率亦高于 8 月,同样 12、次年 1 月与 2、3 月也表现出了相同的规律。这与王俊刚等^[23]关于雷竹的研究结果相一致。

从全年来看,5—9 月,在叶绿素含量、光合有效辐射、温度等相关因子逐渐优化的情况下,叶片净光合速率也在逐渐增加;10—11 月虽叶绿素含量仍在增加并维持在较高水平,但温度和光合有效辐射在下降,所以净光合速率由高转低;12 月—次年 2 月,温度、光合有效辐射、叶绿素含量在减小,所以净光合速率继续下降;次年 3、4 月虽然温度、光合有效辐射有所回升,但叶绿素含量仍在下降,所以净光合速率继续下降,直到最低。夏季、秋季净光合速率较高,从生理上说,是因为有较高的叶绿素含量,从生态因子来说是因为有较强的光合有效辐射和温度。冬季光合速率较低主要是由于光合有效辐射、气温较低等生态因子的影响;而除次年 5 月所换新叶外,而春季净光合速率较低,其主要与叶片生理机能衰退、叶绿素含量有关。

3 结论与讨论

(1) 植物光合作用受各种生理生态因素的影响和制约,而这些因素无时无刻不在发生变化,使得光合作用呈现出复杂的日变化和季节变化^[11]。厚壁毛竹净光合速率不同季节的日变化规律表现为:夏、秋两季为“双峰”曲线,中午出现光合“午睡”现象;春、秋季为“单峰”曲线。从净光合速率日平均值来看,夏季 $[2.92 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 秋季 $[2.14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 冬季 $[1.39 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ > 春季 $[0.50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$;从全年动态变化呈“低—高一低”的“单峰”曲线,最大值出现在夏季 7 月,为 $6.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,最低出现在 4 月仅为 $0.88 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

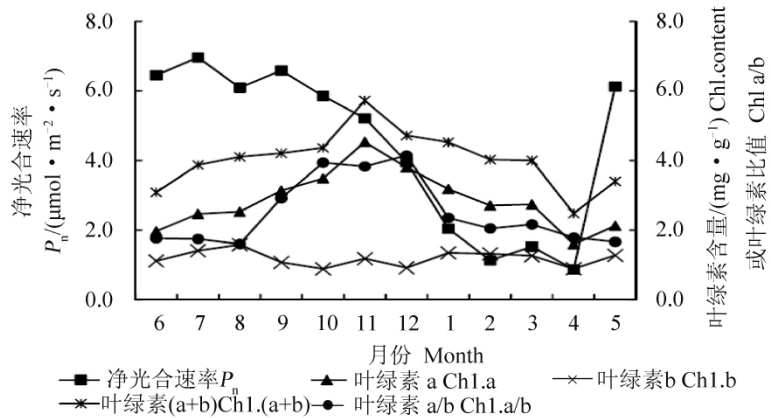


图 3 叶片叶绿素含量年变化

Fig. 3 Annual changes in different chlorophylls contents

(2) 厚壁毛竹叶绿素含量的年动态变化也表现为“低—高一低”的“单峰”曲线,春、夏较低,秋、冬较高。但其变化并不与净光合速率同步,其峰值出现在11月份,比净光合速率峰值迟3~4个月。这表明在冬、春季叶绿素含量的变化规律与净光合速率的变化相一致,但夏、秋季出现了不一致,原因可能是由于夏、秋季的高温干旱气候对厚壁毛竹光合作用的负面影响较大,而叶绿素含量的影响相对而言较小,说明光合作用强度除受叶绿素含量影响外^[17-18],还与生态环境因子密切相关。

(3) 对影响厚壁毛竹净光合速率的各种因子分析表明,光合有效辐射、温度、空气湿度是影响厚壁毛竹净光合速率的主要环境因子。由于温度、光合有效辐射主要依赖于自然条件的变化,不易控制,而空气湿度则可以通过技术措施加以改变。因此,生产上在8—9月高温干旱季节可加强厚壁毛竹田间水分管理,合理灌溉,增加土壤水分,提高空气相对湿度。同时,在有条件地区推广喷灌技术、遮荫技术,营造竹园人工小气候,从而减少或避免夏秋两季的“午休”现象,以提高叶片光合水平,增加光合作用日同化量,促进厚壁毛竹生长。

参考文献:

- [1] 蔡登谷. 厚皮毛竹调查初报[J]. 竹类研究, 1983, 3(1): 127-128.
- [2] 杨光耀, 黎祖尧, 杜天真, 等. 毛竹新栽培变种——厚皮毛竹[J]. 江西农业大学学报, 1999, 19(4): 97-98.
- [3] 郭起荣. 厚壁毛竹种质性状及其繁育研究[D]. 长沙: 中南林学院, 2003.
- [4] 郭起荣, 杜天真, 张露, 等. 厚皮毛竹生长特性研究[J]. 江西林业科技, 1997(6): 3-4.
- [5] 施建敏, 杨光耀, 郭起荣. 厚壁毛竹蒸腾动态研究[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(4): 397-401.
- [6] 李迎春, 杨清平, 陈双林, 等. 厚壁毛竹春季光合日变化及其与主要环境因子的关系初探[J]. 林业科学研究, 2009, 22(4): 608-612.
- [7] Miteva E, Merakchiyska M. Response of chloroplasts and photosynthetic mechanism of bean plants to excess arsenic in soil [J]. Bulg J Agric Sci, 2002, 8: 151-156.
- [8] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1983, 73-117.
- [9] 陶俊, 陈鹏, 余旭东. 银杏光合特性的研究[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 157-160.
- [10] 张守仁, 高荣孚. 光胁迫下杂种杨无性系光合生理生态特性的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 528-533.
- [11] 陈建华, 毛丹, 朱凡, 等. 9个笋用竹种的光合特性[J]. 中南林业科技大学学报, 2008, 28(6): 9-14.
- [12] 金爱武, 郑炳松, 陶金星, 等. 雷竹净光合速率变化及其影响因子[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(3): 271-275.
- [13] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀, 等. 毛竹光合作用对环境因子的季节响应[J]. 广西植物, 2007, 27(6): 923-928.
- [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [15] 王俊刚, 宋新青. 不同竹龄雷竹若干光合特性的比较研究[J]. 浙江林业科技, 2002, 22(1): 11-13.
- [16] 张小全, 徐德应. 杉木中龄林不同部分和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化[J]. 林业科学, 2000, 36(3): 19-26.
- [17] 邱尔发, 陈存及, 董建文, 等. 毛竹种源新竹叶绿素含量动态变化及其相关关系研究[J]. 江西农业大学学报, 2002, 24(4): 522-527.
- [18] 邱尔发, 陈存及, 梁一池, 等. 不同种源毛竹叶表叶绿素浓度动态[J]. 福建林学院学报, 2002, 22(4): 312-315.