

# 夏秋季笋用竹种四季 竹季节性光合生理特性

李迎春 李艳红 郭子武 杨清平 陈双林\*

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所 浙江 富阳 311400)

**摘要:**运用 Li-6400 便携式光合分析仪,在 1、4、7、10 月中旬晴天自然条件下测定了四季竹 2 a 立竹的叶片  $P_n$  日变化规律及其光响应季节变化特性。结果表明: $P_n$  日变化 4、7、10 月份呈双峰型,1 月份呈单峰型。不同季节的  $T_r$  日变化均呈双峰型。WUE 日变化 4、7 月份呈双峰型,1、10 月份呈单峰型。AQY 大小顺序为 4 月、10 月、7 月、1 月,4 月份显著高于 1、7、10 月份。LCP(10.337~17.945  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )、 $P_{\text{max}}$ [4.179~7.479  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]4 月份均极显著地高于 1、7、10 月份,而 LSP[1030.947~1492.064  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]4 月份极显著地低于 1、7、10 月份。Chl 年动态变化为单峰曲线,4 月份达峰值,极显著地高于 1、7、10 月份。四季竹对光强的适应能力强,具有喜阳喜湿特性,影响  $P_n$  日变化的主要环境生态因子及作用排序由大到小依次为 1 月份 Cond、Tr、Tair、RH,4 月份 Tair、RH、Tr、PAR,7 月份 PAR、Ca、Vpdl、Cond,10 月份 Cond、RH、PAR、Ci。

**关键词:**四季竹;光合特性;光响应;光合色素;环境因子

中图分类号:S795.902 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2011)04-0719-07

## Seasonal Variation of Photosynthesis Characteristics of *Oligostachyum lubricum*

LI Ying-chun, LI Yan-hong, GUO Zi-wu, YANG Qing-ping, CHEN Shuang-lin\*

(The Research Institute of Subtropical Forestry CAF, Fuyang 311400, China)

**Abstract:** The mature leaves of 2 years bamboo in sunny day were used as the experimental materials. Diurnal variation of  $P_n$ , seasonal variation of light response were determined with Li-COR 6400 Portable Photosynthesis Measuring System. The results indicated that  $P_n$  diurnal variation of leaves of *Oligostachyum lubricum* in April, July and Oct showed a double-peak curve, and presented a single-peak curve in Jan.  $T_r$  diurnal variation presented a double-peak curve in four seasons. WUE diurnal variation showed a double-peak curve in April and July, a single-peak curve in Jan and Oct. Leaf AQY in April was significantly higher than that in Jan, July and Oct, showing the order as April > Oct > July > Jan. leaf LCP(10.337~17.945  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) and  $P_{\text{max}}$ (4.179~7.479  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) in April were significantly higher than in Jan, July and Oct. Leaves LSP(1030.947~1492.064  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) at April was significantly smaller than in Jan, July and Oct. Chl content in April was significantly higher than in Jan, July and Oct, and its annual dynamic change presented a single-peak curve. Environmental factors in  $P_n$  variation and their roles in Jan, April, July and Oct were

收稿日期:2011-04-29 修回日期:2011-05-12

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(201004008);中国林科院-浙江省林业科技合作项目(2010SY01)和浙江省杭州市农业科技攻关项目(20080632B42)

作者简介:李迎春(1976—),女,助理研究员,硕士,主要从事竹子生理生态研究, E-mail: yingchunli001@126.com;

\* 通讯作者 陈双林 研究员。

ordered by  $Cond > T_r > T_{air} > RH$ ,  $T_{air} > RH > T_r > PAR$ ,  $PAR > Ca > V_{pdl} > Cond$ ,  $Cond > RH > PAR > C_i$ , respectively.

**Key words:** *Oligostachyum lubricum*; photosynthetic characters; light response; photosynthetic pigment; environment factors

四季竹(*Oligostachyum lubricum* (Wen) King f.) 属竹亚科少穗竹属,复轴混生型,是笋用、观赏均佳的优良经济竹种,自然分布于浙江、福建、江西等省,适应性强,耐荫,耐土壤贫瘠和一定的干旱。出笋期长(5~10月),竹笋产量高,笋质脆嫩,笋味略苦,营养丰富,具有清热解毒之功效。因四季竹笋期是市场供笋淡季,高效培育四季竹笋用林可以获得良好的经济效益,在主要产竹区得到重视。目前对四季竹开展研究主要集中在栽培技术、生物学基本特性等方面<sup>[1-3]</sup>,对生理生态特性方面的研究报道较少<sup>[4]</sup>。光合作用是植物物质生长的基础,是一个复杂的生理物理化学过程,受外界环境条件和内部因素的限制,也是全球碳循环及其它物质循环的重要环节<sup>[5]</sup>。植物对光强、温度和水分等条件适应的条件下,光合机构具有很高的光能转化效率,但这些因子并非长期保持最适状态,致使光合效能不能有效地发挥<sup>[6]</sup>,所以研究光合生理生态特性对林木栽培及管理具有重要的理论指导意义。为此,笔者就四季竹光合生理特性的季节性变化开展了研究,旨在为四季竹引种和高效培育提供科学依据。

## 1 研究区自然概况

实验地位于浙江省临安市太湖源观赏竹种园,属亚热带湿润季风气候,年均温 15.9 °C,极端低温 -13.3 °C,极端高温 41.3 °C,全年大于 10 °C 的活动积温 5 100 °C 左右,年均无霜期 235 d,年日照时数 1 850 ~ 1 950 h,年降水量 1 250 ~ 1 600 mm。土壤为红壤,土层厚度大于 60 cm。

## 2 材料与方法

### 2.1 研究方法

在自然条件下,选择生长健壮的四季竹 2 a 立竹,取位于中部冠层的枝盘上东西南北 4 个伸展的枝条上部第 2 或第 3 片生长正常的叶片,采用美国 Li - cor 公司生产的 Li - 6400 便携式光合仪,分别于 2008 年 1 月、4 月、7 月和 10 月中旬对四季竹光合特性进行野外测定,每个方向重复测定 3 次。

光合作用日变化测定:选择晴天无风天气于 07:00 ~ 17:00 时,每 2 h 测定 1 次。

光响应测定:10:00 时左右叶片充分活化后,采用 Li - 6400 红外 CO<sub>2</sub> 气体分析仪自带的红蓝光源测定,光量子通量密度设置为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、200、100、80、50、20、0 μmol / (m<sup>2</sup> · s),测定时通过系统控制叶片温度为(30 ± 1) °C,CO<sub>2</sub> 浓度(380 ± 10) mol / (m<sup>2</sup> · s),相对湿度为(70 ± 5) %。

叶绿素含量季节性变化:在测定光合速率时取成熟的叶片,用改良过的光合色素浸提法<sup>[7]</sup>提取,浸提液用 UV - 2100 型分光光度计测定 663、645、470 nm 3 个波段的光密度值(OD),按下列公式计算叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb) 含量和叶绿素总量 Chl(a + b)。

$$\text{Chla 含量}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}) = C_a \times V \times N \times (1\,000 \times W)^{-1} \quad (1)$$

$$\text{Chlb 含量}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}) = C_b \times V \times N \times (1\,000 \times W)^{-1} \quad (2)$$

$$\text{Chl}(a + b) \text{ 含量}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}) = \text{Chla} + \text{Chlb} \quad (3)$$

其中,  $C_a$  为叶绿素 a 浓度(mg/g),  $C_a = 12.72D_{663} - 2.59D_{645}$ ;  $C_b$  为叶绿素 b 浓度(mg/L),  $C_b = 22.88D_{645} - 4.67D_{663}$ ;  $V$  为光合色素提取液体积(mL);  $W$  为样品重(g);  $N$  为稀释倍数。

### 2.2 数据统计分析

光响应曲线的数学模拟:不同季节叶片  $P_n$  与 PAR 之间的关系,用最小二乘法采用经验方程进行拟合:  $P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-\Phi P_{\max}} / P_{\max})$ <sup>[8]</sup>,其中  $P_{\max}$  为最大光合速率,  $\Phi$  为表观量子效率(AQY),  $C_0$  为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。光补偿点(LCP)计算方法为  $LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \Phi$ ,假定  $P_n$  达到  $P_{\max}$  的 99% 的 PPFD 为 LSP,  $LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \Phi$ <sup>[9]</sup>。

$$\text{水分利用效率 WUE}(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}) = P_n / T_r$$

每个测定数值以平均值 ± 标准差表示, 采用 Excel 和 SSPS15.0 统计分析软件对测定数据进行整理、作图和分析。

### 3 结果与分析

#### 3.1 $P_n$ 、 $T_r$ 日变化

由图 1 可知, 四季竹  $P_n$ ( $\text{CO}_2$ ) 日变化 1 月份呈单峰型, 峰值出现于 13:00 ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。而 4、7、10 月份均呈双峰型, 09:00 出现第 1 个峰值 (7.75 ~ 10.62  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 之后随着光照强度和大气温度的升高, 水蒸气压亏缺增大 (图 2) 和气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度下降 (图 1), 从而引起  $P_n$  下降, 到 11:00 或 13:00 出现低谷 (3.55 ~ 5.82  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 此后, 光照强度减弱, 气温降低, 水蒸气压亏缺减少, 气孔导度增大, 光合速率回升, 在 15:00 出现第 2 个峰值 (3.71 ~ 9.48  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。4、7、10 月份四季竹叶片表现出明显的光合“午休”现象。叶片  $P_n$  总体来看 4 月 > 7 月 > 10 月 > 1 月。

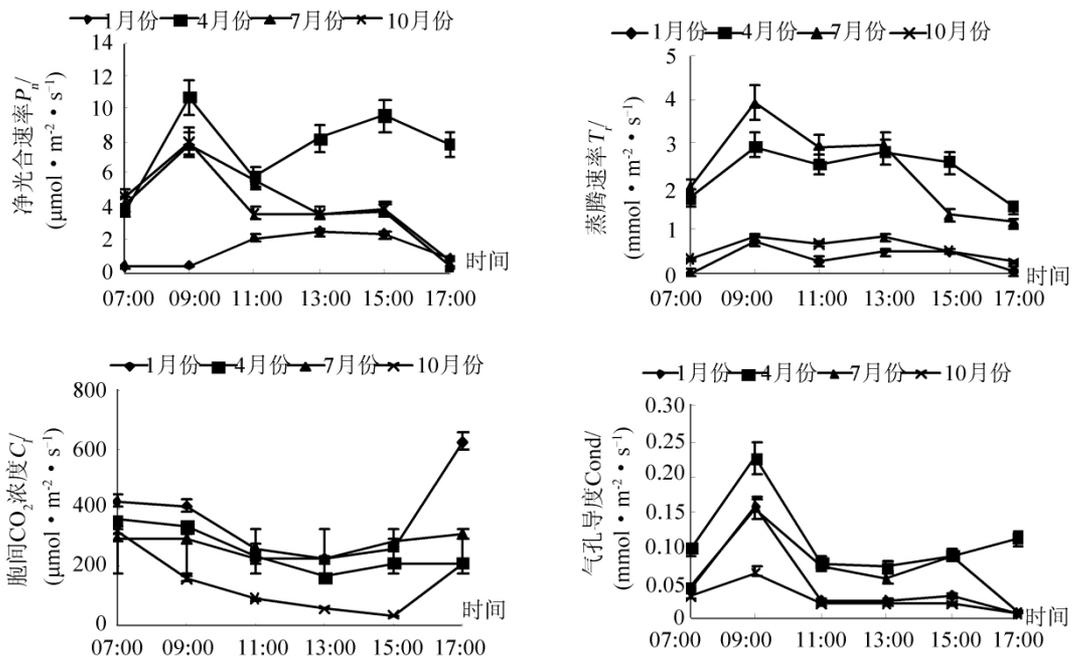


图 1 四季竹叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  及 Cond 动态变化

Fig. 1 Seasonal variation of  $P_n$ ,  $T_r$ ,  $C_i$  and Cond in leaves of *Oligostachyum. Lubricum*

不同季节四季竹叶片的  $T_r$ ( $\text{H}_2\text{O}$ ) 日变化规律基本一致 (图 1), 均呈双峰型, 第 1 个峰值出现在 09:00, 1、4、7、10 月份分别为 0.73、2.93、3.89、0.82  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ; 13:00 或 15:00 达到第 2 个峰值, 分别为 0.52、2.78、2.94、0.84  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。四季竹的  $T_r$  日变化曲线与 Cond 在一天中的走势总体上基本一致。四季竹 7 月份  $T_r$  最高, 均值为 2.38  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 与 4 月份 (2.33  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 差异不显著, 但较 1、10 月份分别提高 84.90%、75.54%, 且差异达极显著水平。

#### 3.2 WUE 日变化

由图 3 分析可知, 四季竹 WUE( $\text{CO}_2:\text{H}_2\text{O}$ ) 4、7 月份的日变化趋势一致, 呈双峰型, 在 09:00 出现第 1 个峰值, 分别为 4.04、3.03  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ , 第 2 个峰值出现在 15:00, 分别为 2.92、5.09  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ; 1、10 月份呈单峰型, 峰值分别出现在 11:00、15:00, 分别为 6.40、4.42  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ 。

1 月份四季竹叶片的 WUE 日均值最高 (3.33  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ), 比 4、7、10 月份分别提高 18.28%、11.84%、26.80%。结合图 1、图 2 分析, 1 月份 07:00 PAR 较低, RH 较高, 叶片 Cond 低,  $P_n$  较低但  $T_r$  更低, 从而表现出较高的 WUE。随着 PAR 增强,  $T_{\text{air}}$  上升, Cond 和  $V_{\text{pdl}}$  增大,  $T_r$  迅速增大, WUE 降低, 在 09:00 出现谷值 (0.57  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ )。之后随着  $P_n$  升高幅度增大, WUE 升高, 11:00 达到峰值。中午随着 PAR 增强,  $T_{\text{air}}$  上升, RH 明显下降,  $V_{\text{pdl}}$  上升, 引起气孔部分关闭,  $C_i$  下降, 此时  $P_n$  已经开始下降,  $T_r$  持续上升, 使 WUE 下降明显。

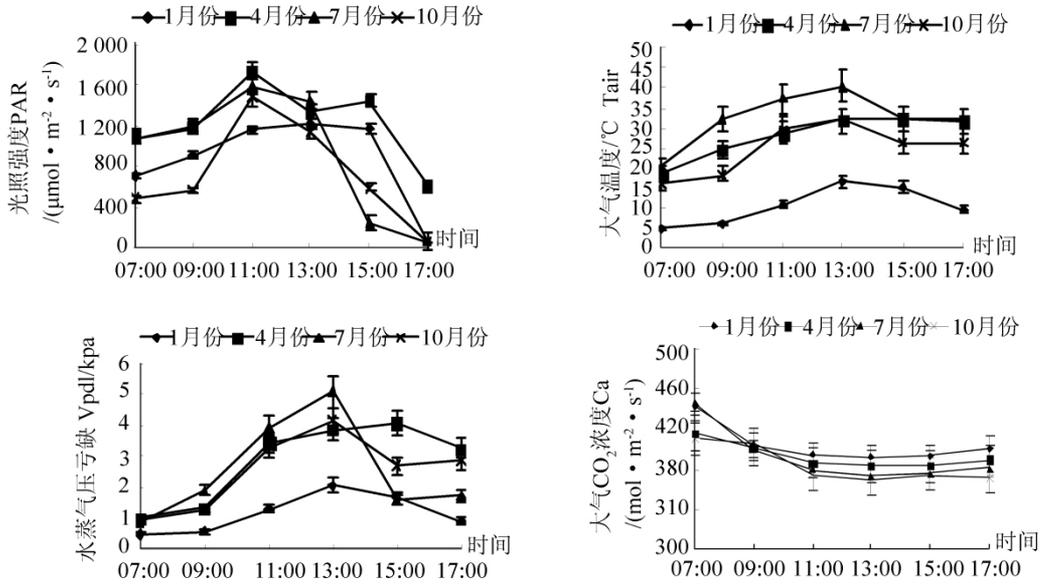


图2 四季竹光合作用主要环境因子动态变化  
Fig. 2 Seasonal variation of circumstance factors

3.3 光响应特性

由图4可知,四季竹叶片在不同生长季节的光响应曲线趋势一致,在光照强度较弱时也能维持一定的 $P_n$ ,在光照强度较强时, $P_n$ 仍能保持较高的水平。PAR为 $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, $P_n$ 都为负值,PAR在 $0 \sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, $P_n$ 几乎呈直线上升,当PAR超过 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , $P_n$ 上升幅度减缓,达到光饱和点后, $P_n$ 变化不明显或呈下降趋势。4月份 $P_n$ 最高,其次是7、10月份,最低出现在1月份。对光响应曲线进一步模拟分析,求得四季竹的光响应参数LCP、LSP、 $P_{\text{max}}$ 、AQY等,结果如表1所示。

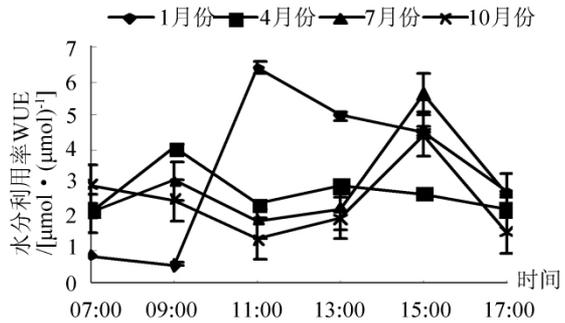


图3 四季竹水分利用效率动态变化  
Fig. 3 Seasonal variation of WUE in leaves of *Oligostachyum lubricicum*

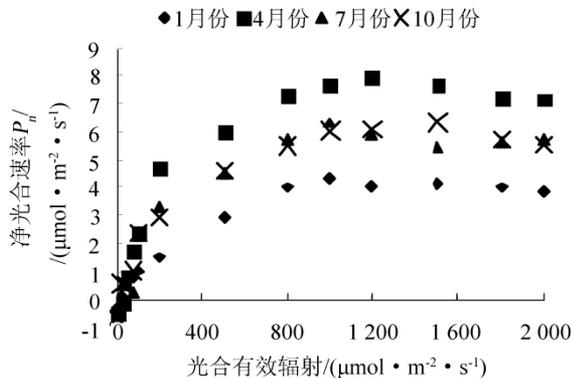


图4 不同季节四季竹的光响应曲线  
Fig. 4 Light response curve of *Oligostachyum lubricicum*

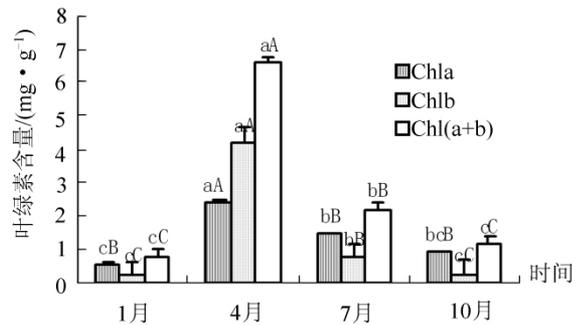


图5 四季竹叶片叶绿素含量季节变化  
Fig. 5 Leaf chlorophyll concentration of *Oligostachyum lubricicum* in different seasons

由表1可知,四季竹光响应特性有着季节性差异,4月份叶片的 $P_{\text{max}}$ 极显著地高于1、7、10月份,提高幅度分别为44.12%、21.87%、20.52%;AQY、Co在1、7、10月份均无显著差异,均显著或极显著地低于4月份;4月份LCP极显著地高于1、7、10月份,而LSP却极显著地低于1、7、10月份。反映出4月份是四季竹光能利用率最高的季节。

### 3.4 叶绿素含量的动态变化

从图5分析可知,四季竹叶片叶绿素含量呈单峰型季节性变化规律,Chl(a+b)、Chla、Chlb含量均是4月份最高(分别为6.54、2.34、4.20 mg/g),均极显著地高于1、7、10月份,其次为7月份,1、10月份无显著差异。7月份的Chl(a+b)、Chla、Chlb含量较4月份分别下降了66.52%、39.07%、66.52%,与10月份相比,Chl(a+b)、Chlb含量有极显著差异,而Chla含量差异不显著,与1月份相比,Chl(a+b)、Chla、Chlb含量均有显著或极显著差异。

表1 四季竹不同季节的光响应曲线参数  
Tab.1 The parameters of light response curves

| 月份 | $P_{max} /$<br>[ $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ ] | AQY      | Co      | LCP/<br>[ $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ ] | LSP/<br>[ $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ ] |
|----|---|----------|---------|--|--|
| 1  | 4.179cC   | 0.013bB  | 1.037bB | 11.679bcB  | 1492.064aA   |
| 4  | 7.479aA   | 0.034aA  | 1.085aA | 17.945aA   | 1030.947cC   |
| 7  | 5.843bB   | 0.022bAB | 1.048bB | 12.452bB   | 1235.543bB   |
| 10 | 5.944bB   | 0.022bAB | 1.039bB | 10.337cB   | 1254.570bB   |

多重比较采用新复极差测验,同一列后标记相同字母者表示无显著差异;大小字母不同表示差异显著,分别表示达到5%和1%显著性差异水平。

Statistical multiple comparison according to the SSR test, the same letter indicates to no significance in the same column, the small and big letter indicates to significance at 5% and 1% level separately.

### 3.5 四季竹净光合速率与生态因子关系的回归分析

为定量了解生理生态因子对四季竹叶片光合作用的影响,应用逐步多元回归法建立模型,以光合有效辐射 PAR( $X_1$ )、空气温度 Tair( $X_2$ )、大气 CO<sub>2</sub> 浓度 Ca( $X_3$ )、空气相对湿度 RH( $X_4$ )、水蒸气压亏缺 Vpdl( $X_5$ )、气孔导度 Cond( $X_6$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度  $C_i$ ( $X_7$ )、蒸腾速率  $T_r$ ( $X_8$ ) 与净光合速率  $P_n$ ( $Y$ ) 进行逐步多元回归,建立关系方程式如下:

$$Y_{1\text{月份}} = 4.012 - 0.162X_2 - 0.036X_4 - 36.014X_6 + 6.414X_8 \quad (1)$$

相关系数  $R = 0.998$ ,  $F = 65.209$ , 显著水平  $p < 0.01$ , 剩余标准差  $S = 0.133$ 。

$$Y_{4\text{月份}} = -29.238 - 0.001X_1 + 0.589X_2 + 0.240X_4 + 4.850X_8 \quad (2)$$

相关系数  $R = 1.000$ ,  $F = 7776.748$ , 显著水平  $p < 0.01$ , 剩余标准差  $S = 0.032$ 。

$$Y_{7\text{月份}} = 12.665 + 0.004X_1 - 0.029X_3 - 1.011X_5 + 27.135X_6 \quad (3)$$

相关系数  $R = 0.999$ ,  $F = 241.190$ , 显著水平  $p < 0.05$ , 剩余标准差  $S = 0.176$ 。

$$Y_{10\text{月份}} = -7.681 + 0.003X_1 + 0.190X_4 + 143.319X_6 - 0.010X_7 \quad (4)$$

相关系数  $R = 1.000$ ,  $F = 315.371$ , 显著水平  $p < 0.05$ , 剩余标准差  $S = 0.147$ 。

模型相关性达到显著或极显著水平。从以上回归方程分析得出,影响四季竹  $P_n$  日变化的主要环境因子不同季节有着一定的差异,1月份为 Tair、RH、Cond、 $T_r$ , 4月份为 PAR、Tair、RH、 $T_r$ , 7月为 PAR、Ca、Vpdl、Cond, 10月份为 PAR、RH、Cond、 $C_i$ 。

对各个相关生态环境因子进一步进行通径分析(表2),从直接作用绝对值大小看,各生态因子对  $P_n$  影响顺序因季节不同而不同,1月份为  $Cond > T_r > Tair > RH$ , 4月份为  $Tair > RH > T_r > PAR$ , 7月份为  $PAR > Ca > Vpdl > Cond$ , 10月份为  $Cond > RH > PAR > C_i$ 。

## 4 结论与讨论

植物叶片的 LCP 和 LSP 反映了植物对光照条件的需求,一般情况下,叶片 LSP 和 LCP 均较低的植物属于耐阴植物,反之属于阳性植物, LCP 较低, LSP 较高的植物对光环境的适应能力较强<sup>[10]</sup>。光合作用的某些生理参数,如  $P_{max}$ 、LSP、LCP 等,已成为植物速生丰产以及制定栽培措施的科学依据<sup>[11-12]</sup>。本实验表明四季竹 LCP (10.337 ~ 17.945  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 远低于雷竹 [160 ~ 222  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]<sup>[13]</sup>, LSP (1030.947 ~ 1492.064  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 也较高,体现出四季竹利用弱光能力强,具有一定的耐阴能力,而且对光环境的适应性较宽,能充分利用全日照进行光合作用。

表2 净光合速率与环境因子的通径系数分析

Tab.2 Path coefficients between  $P_n$  of *Oligostachyum lubricum* and its effective factors

| 月份 | 参数    | 直接通径系数   | 间接通径系数   |          |          |          |
|----|-------|----------|----------|----------|----------|----------|
|    |       |          | $X_2$    | $X_4$    | $X_6$    | $X_8$    |
| 1  | $X_2$ | -0.808 8 |          | 0.230 7  | 0.953 3  | 0.576 4  |
|    | $X_4$ | -0.259 8 | 0.718 3  |          | -0.887 9 | -0.492 3 |
|    | $X_6$ | -2.008 8 | 0.383 8  | -0.114 8 |          | 1.232 4  |
|    | $X_8$ | 1.822 3  | -0.255 8 | 0.070 2  | -1.358 5 |          |
| 4  |       |          | $X_1$    | $X_2$    | $X_4$    | $X_8$    |
|    | $X_1$ | -0.159 7 |          | 0.115 8  | -0.729 0 | 0.747 1  |
|    | $X_2$ | 1.320 5  | -0.014 0 |          | -0.998 6 | 0.206 6  |
|    | $X_4$ | 1.249 2  | 0.093 2  | -1.055 6 |          | -0.573 1 |
| 7  |       |          | $X_1$    | $X_3$    | $X_5$    | $X_6$    |
|    | $X_1$ | 0.946 0  |          | -0.054 7 | -0.406 9 | 0.186 9  |
|    | $X_3$ | -0.328 0 | 0.157 7  |          | 0.394 60 | -0.019 9 |
|    | $X_5$ | -0.669 8 | 0.574 8  | 0.193 2  |          | -0.012 9 |
| 10 |       |          | $X_1$    | $X_4$    | $X_6$    | $X_7$    |
|    | $X_1$ | 0.550 2  |          | -0.623 1 | -0.037 5 | 0.264 9  |
|    | $X_4$ | 0.753 4  | -0.455 1 |          | -0.223 0 | -0.368 3 |
|    | $X_6$ | 1.208 9  | -0.017 1 | -0.143 3 |          | -0.093 5 |
|    | $X_7$ | -0.480 1 | -0.303 6 | 0.577 9  | 0.235 5  |          |

竹子光合作用受季节性光强、光质变化和叶片在不同季节的生理活性等的协同作用下,使  $P_n$ 、 $T_r$  呈现出复杂的日变化和季节变化<sup>[14-15]</sup>。四季竹4、7、10月份  $P_n$  均呈双峰型变化,与绿竹<sup>[16]</sup>、雷竹<sup>[17]</sup>、毛竹<sup>[18]</sup>等竹种一样存在着光合“午休”现象。1月份  $P_n$  呈单峰型,与毛竹冬季光合作用变化规律相似<sup>[19]</sup>。4月份光合同化能力最强,  $P_n$ 、 $P_{max}$  最大,这与气温、光照强度适宜,降水丰富,叶片叶绿素含量处于季节动态变化的峰值等有关,也说明春夏初是对四季竹进行抚育管理的重要季节。不同季节四季竹叶片的  $T_r$  日变化规律基本一致,均呈双峰型,1月份最低(0.36 mmol/(m<sup>2</sup>·s)),7月份最高(2.38 mmol/(m<sup>2</sup>·s))与毛竹的相关研究结果基本一致,但不同之处是毛竹冬季、春季的  $T_r$  日变化为单峰<sup>[20]</sup>,这可能与竹种自身固有的生理特性或不同研究地点的气候条件差异等有关。

WUE 是植物生存、生长和产量形成及对环境适应的重要因素<sup>[21]</sup>。植物叶片 WUE 作为植物生理活动过程中消耗水形成有机物质的基本效率,成为确定植物体生长发育所需要的最佳水分供应的重要指标之一<sup>[22]</sup>。研究 WUE 的目的在于经济用水,发挥水的最大生产效率,WUE 理论已被应用到农作物生产,并取得了一定的效果<sup>[23-24]</sup>。本试验表明四季竹4、7月份 WUE 日变化呈双峰,1、10月份为单峰变化,且1月份>7月份>4月份>10月份,这与实验地季节性气候变化有关,1月份气温低,竹子蒸腾作用弱,生理耗水相对较少,而且经常会出现季节性水分亏缺现象(冬旱),而干旱可以一定程度上提高植物的水分利用效率<sup>[25]</sup>,所以虽然1月份光合同化能力低,但仍能保持高的水分利用效率。

四季竹不同季节对  $P_n$  产生主要影响的环境生态因子不同,影响  $P_n$  日变化的主要环境因子1月份为  $T_{air} > RH$ ,4月份为  $T_{air} > RH > PAR$ ,7月为  $PAR > Ca > V_{pdl}$ ,10月份为  $RH > PAR$ ,体现了  $T_{air}$ 、 $RH$ 、 $V_{pdl}$ 、 $PAR$  等环境因子对四季竹光合作用的重要影响。已有研究表明,RH除了影响 Cond外,还可以直接影响叶肉细胞的光合能力,低的RH导致光合“午休”现象的重要原因之一,很多植物的光合作用对RH或  $V_{pdl}$  的变化很敏感<sup>[26-28]</sup>。因此,在四季竹栽培过程中,生长发育关键期(5-6月份的换叶高峰期,5-10月份的出笋期)除实施土壤养分补充外,也应及时进行土壤人工水分补充,尤其是土壤水

分亏缺季节,以使叶片保持良好的水分状况,从而改善高温低湿条件下的光合性能<sup>[29-31]</sup>。再者,四季竹出笋能力强,林分易成密集状,不仅分株间竞争激烈,影响新竹良好的形态建成,而且林内光照条件差,影响光合作用能力发挥,为此,通过目标性伐竹和选择性留笋养竹来调控林分密度,改善林内环境。

#### 参考文献:

- [1]王波,何奇江,郑连喜.四季竹地下鞭根系统生长规律研究[J].世界竹藤通讯,2008,6(5):16-18.
- [2]吴柏林,李建华,虞敏之,等.四季竹丰产栽培技术试验[J].竹子研究汇刊,2009,28(4):31-34.
- [3]潘寅辉,高立旦,虞敏之,等.四季竹发笋及幼竹高生长规律研究[J].竹子研究汇刊,2006,25(1):27-29.
- [4]顾大彤,陈双林,郭子武,等.四季竹立竹表型可塑性的林分密度效应[J].生态学杂志,2010,29(8):1542-1547.
- [5]李合生.现代植物生理[M].北京:高等教育出版社,2002.
- [6]张俊佩,王红霞,高仪,等.核桃(*Juglans regia* L.)光合影响因子的研究[J].河北农业大学学报,2008,31(3):33-36.
- [7]张宪政,陈凤玉.植物生理学试验技术[M].辽宁科技出版社,1994:164-165.
- [8]Bassman J,Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. Tree Physiol,1991,8:145-159.
- [9]王满莲,韦霄,蒋运生,等.野生与栽培黄花蒿净光合速率对光强和CO<sub>2</sub>浓度的响应[J].热带亚热带植物学报,2007,15(1):45-49.
- [10]高鹤,宗俊勤,陈静波,等.7种优良观赏草光合生理日变化及光合响应特性研究[J].草业学报,2010,19(4):87-93.
- [11]朱万泽,王金锡,薛建辉.台湾桫欏木引种的光合生理特性研究[J].西北植物学报,2004,24(11):2012-2019.
- [12]王金名.树木引种驯化概论[M].南京:江苏科学技术出版社,1990.
- [13]金爱武,郑炳松,陶金星,等.雷竹光合速率日变化及其影响因子[J].浙江林学院学报,2000,17(3):271-275.
- [14]顾大彤,陈双林,郑炜曼,等.竹子生态适应性研究综述[J].竹子研究汇刊,2010,29(1):17-23.
- [15]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.
- [16]黄勇.绿竹种源的光合特性研究[J].福建林业科技,2003,30(3):50-72.
- [17]郑炳松,金爱武,程晓建,等.雷竹光合特性的研究[J].福建林学院学报,2001,21(4):359-362.
- [18]施建敏,郭起荣,杨光耀.毛竹光合动态研究[J].林业科学研究,2005,18(5):551-555.
- [19]林琼影,胡剑,温国胜,等.天目山毛竹冬季光合作用日变化规律[J].福建林学院学报,2008,28(1):61-64.
- [20]施建敏,郭起荣,杨光耀.毛竹蒸腾动态研究[J].林业科学研究,2007,20(1):101-104.
- [21]吕爱霞,杨吉华,夏江宝,等.3种阔叶树气体交换特性及水分利用效率影响因子的研究[J].水土保持学报,2005,19(3):188-191.
- [22]Ehleringer J R,Klassen S,Clayton C et al. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in commog bean[J]. Crop Sci,1991,31(6):1611-1615.
- [23]曹生奎,冯起,司建华,等.植物叶片水分利用效率研究综述[J].生态学报,2009,29(7):2882-3892.
- [24]黄丽华,陈训,崔炳芝.黄褐毛忍冬光合特征和水分利用效率日变化研究[J].贵州科学,2007,25(1):54-58.
- [25]A H Fitter,R K M Hay. Environmental physiology of plants,3rd edition[M]. London: Academic Press,2001:115-122.
- [26]应梅,陈惠娟,杨重法,等.华南8号木薯光响应参数日变化及其主要影响因子[J].中国农学通报,2010,26(13):371-375.
- [27]李萍萍,陈歆,付为国,等.草光合作用日变化及其与环境因子的关系[J].生态学杂志,2006,25(10):1157-1160.
- [28]彭晚霞,王克林,宋同清,等.施肥结构对茶树(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze)光合作用及其生态生理因子日变化的影响[J].生态学报,2008,28(1):84-90.
- [29]黄宜松,牛德奎,赵中华,等.3个油茶优良无性系光合作用及生理特性研究[J].江西农业大学学报,2007,29(4):209-214.
- [30]冷平生,杨晓红,胡悦,等.5种园林树木的光合和蒸腾特性的研究[J].北京农学院学报,2000,15(4):13-18.
- [31]邹学校,马艳青,张竹青,等.环境因子对辣椒光合与蒸腾特性的影响[J].植物资源与环境学报,2005,14(4):15-20.