

文章编号: 1001-1498(2005)05-0551-05

毛竹光合动态研究^{*}

施建敏, 郭起荣^{**}, 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 测定毛竹光合作用在不同时间尺度上的动态变化, 同时对毛竹叶绿素含量的年动态进行了研究。结果表明:毛竹夏、秋季的光合日变化为双峰曲线, 冬、春季的光合日变化为单峰曲线, 气孔部分关闭是引起毛竹夏、秋季光合“午睡”现象的主要原因;毛竹光合年动态变化为三峰曲线, 峰值分别在 3 月、6 月和 8 月出现, 年均值为 $6.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;毛竹叶绿素含量年动态变化为双峰曲线, 峰值分别在 2 月和 10 月出现, 年均值为 $2.18 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。通过综合比较本文和其他毛竹光合作用的测定结果, 认为气候条件和研究方法的不一致很可能是导致众多研究结果存在差异的主要原因。

关键词:毛竹;生理生态;光合作用;叶绿素含量;动态变化

中图分类号: S795.7 **文献标识码:** A

Study on the Photosynthetic Dynamic Variation of *Phyllostachys edulis*

SHI Jian-min, GUO Qi-rong, YANG Guang-yao

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

Abstract: Using Li-6400, the photosynthetic dynamic variation of *Phyllostachys edulis* was determined in different time scales. Meanwhile, the annual variation of chlorophyll content was studied. The results showed the diurnal variation of net photosynthetic rate (Pn) changed with season, bimodality in summer and autumn, and single peak curve in winter and spring. Stoma partly shut was the chief reason for photosynthetic midday depression in summer and autumn. The annual variation of photosynthesis followed a three-peak curve, peaks occurred in March, June and August, and the annual mean of Pn was $6.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The annual variation of chlorophyll content was bimodality, peaks occurred in February and October, and the annual mean of chlorophyll content was $2.18 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Comparing this paper's results with others, the author presumed the different climates and different study methods were the chief reasons that probably resulted in discrepancies in those study results.

Key words: *Phyllostachys edulis*; physio-ecology; photosynthesis; chlorophyll content; dynamic variation

中国现有竹林面积 421 万 hm^2 , 占全国森林面积的 3%, 而产值却占全国营林总产值的 18%, 全国毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carr.) Lehaie) 林面积 270

万 hm^2 , 占竹林总面积的 64.1%^[1]。由此, 毛竹的社会、经济和生态价值可见一斑。

20 世纪 50 年代以来, 我国竹类研究工作者围

收稿日期: 2004-11-20

基金项目: 国家自然科学基金 (30460111) “江西毛竹特有品种——厚壁毛竹优良种质性状及繁育基础研究” 和国家林业局“厚壁毛竹区域化试验”

作者简介: 施建敏 (1978—), 男, 硕士, 主要从事植物学教学与科研工作。

^{**} 通讯作者。

* 致谢: 许仕、谢冬明、陈尚研、李彦连、郭联华、魏绪英等同学为本野外试验测定工作给予热情帮助, 园林与艺术学院森林培育学科为本试验提供了大力支持。

绕一些具有重要经济价值的竹种,特别是毛竹的引种栽培和丰产培育开展了大量的研究工作,并在实践中产生了显著成效。毛竹生理生态研究则显得相对落后,甚至不少领域仍是空白,如蒸腾作用、水分利用效率和干旱胁迫响应等。然而,毛竹生理生态特性的研究对毛竹林的经营管理和利用却具有重要的实际意义。

1983年世界光合作用研究小组提出,在中国一定要研究竹子的光合作用,即光能转换效率与净初级生产力之间的关系^[2]。1984年,在联合国环境署(UNEP)的资助下,国内研究者以毛竹为研究对象,先后开展了温度、湿度、光照强度和水分胁迫对毛竹光合作用气孔限制的研究;不同冠层竹叶光合日进程;竹龄与光合速率的关系;毛竹光合速率季节变化;毛竹实生苗生物量及光合速率的研究等^[2-5]。此后,黄承才等^[6]对中亚热带东部毛竹叶片光合进行了研究,陈存及等^[7]测定了9个毛竹种源新竹的光合性状。

虽然毛竹光合作用研究起步较早,但报道的光合动态规律不尽相同,光合速率大小出入较大。二十年来,随着技术的发展,光合作用测定仪的准确性和精度均有了大幅提高。笔者应用当前权威的光合作用测定仪 Li-6400对毛竹进行活体测定,以期系统了解毛竹光合作用在不同时间尺度上的动态变化。

1 试验地概况

供试植物毛竹栽培于江西农业大学,115°49'11"~115°49'23" E,28°46'00"~28°46'30" N,海拔49.5 m。地处江西省中部偏北,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1754.9 mm,平均无霜期294 d,日照率43%。试验地为红壤。

2 研究方法

在自然条件下,选择长势中等的当年生毛竹,取位于中部冠层的第12~14轮枝上,向南伸展的枝条上部第2或第3片成熟叶进行测定。光合作用采用 Li-6400便携式光合测定系统。

2.1 光合作用日变化

分夏、秋、冬、春四季,分别在2003年7月、10月和2004年1月、4月的中旬,选择天气晴好的日子进行。从上午8:00至下午18:00,每隔2 h测定光合速率。日变化测定作3次重复。

2.2 光合作用年动态变化

从2003年6月至2004年5月,每月选择具典型天气条件的3天,于一天中光合作用较强的时间(上午9:00—10:00)进行测定。选待测植株3株,每株测3片叶子,单个叶片测定重复5次,取多次测定的平均值。测定时,叶室条件与自然环境保持一致,不作任何设定或调节。

2.3 叶绿素含量年动态变化

从2003年6月至2004年5月,每月采集毛竹叶片,把叶片磨碎后经96%乙醇溶液提取,过滤后定容,用722分光光度计测定叶绿素含量^[8]。

3 结果与分析

3.1 光合作用日变化

光合作用易受环境因子影响,而影响光合作用的生理生态因子在一天之中是变化的。光合日进程的差异是生理生态因子综合作用的结果^[9]。在不同季节,毛竹光合作用随生理生态因子的变化而表现出不同的日变化规律(图1)。光合速率日变化在夏、秋季表现为双峰曲线型,出现光合“午睡”现象;在冬、春季则表现为单峰曲线型。

夏季晴天,上午8:00—10:00叶片光合速率随光照强度的增加呈直线上升,并在10:00出现全天第一个高峰值,为 $10.30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;随后,光照强度和气温继续升高,相对湿度、气孔导度和胞间 CO_2 浓度降低,光合速率下降;到14:00,光合速率降至 $4.57 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,下降幅度高达55.63%;此后,光照强度减弱、气温降低,相对湿度、气孔导度逐渐上升,光合速率回升,在16:00又出现一个高峰($8.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),相当于第一峰值的87.18%,最后,光合速率因光照强度急剧减弱而降至全天最低。

相比夏季,秋季光合速率的日变化双峰曲线不甚明显。曲线第一个高峰在上午10:00时出现,为 $8.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;光合速率在中午下降45.26%;第二峰值出现时间为14:00,比夏季早2个小时,但其回升幅度很小,升高 $0.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;到下午14:00,光照强度急剧下降,光合速率随之降低,由于18:00光照强度处于光补偿点之下,所以光合速率出现了负值。

冬、春季光合速率日变化均为单峰曲线,都在上午10:00达到顶峰,峰值分别为 $5.17 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $2.18 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。春季光合速率日变化

曲线是四季中最平滑的,最低值与最高值仅相差 $1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,然而春季的光照并不弱(图 1D),很可能是竹叶衰老即将凋落,光合活性下降之故。

引起光合“午睡”现象主要分气孔因素和非气孔因素。根据许大全提出的判断依据,胞间

CO_2 浓度降低和气孔限制值升高表明气孔导度降低是导致光合“午睡”的主要原因;而胞间 CO_2 浓度增高和气孔限制值降低则表明主要原因是非气孔因素^[10]。对照该判据,本文的测定结果表明,夏、秋季毛竹光合“午睡”现象主要是由气孔因素所导致。

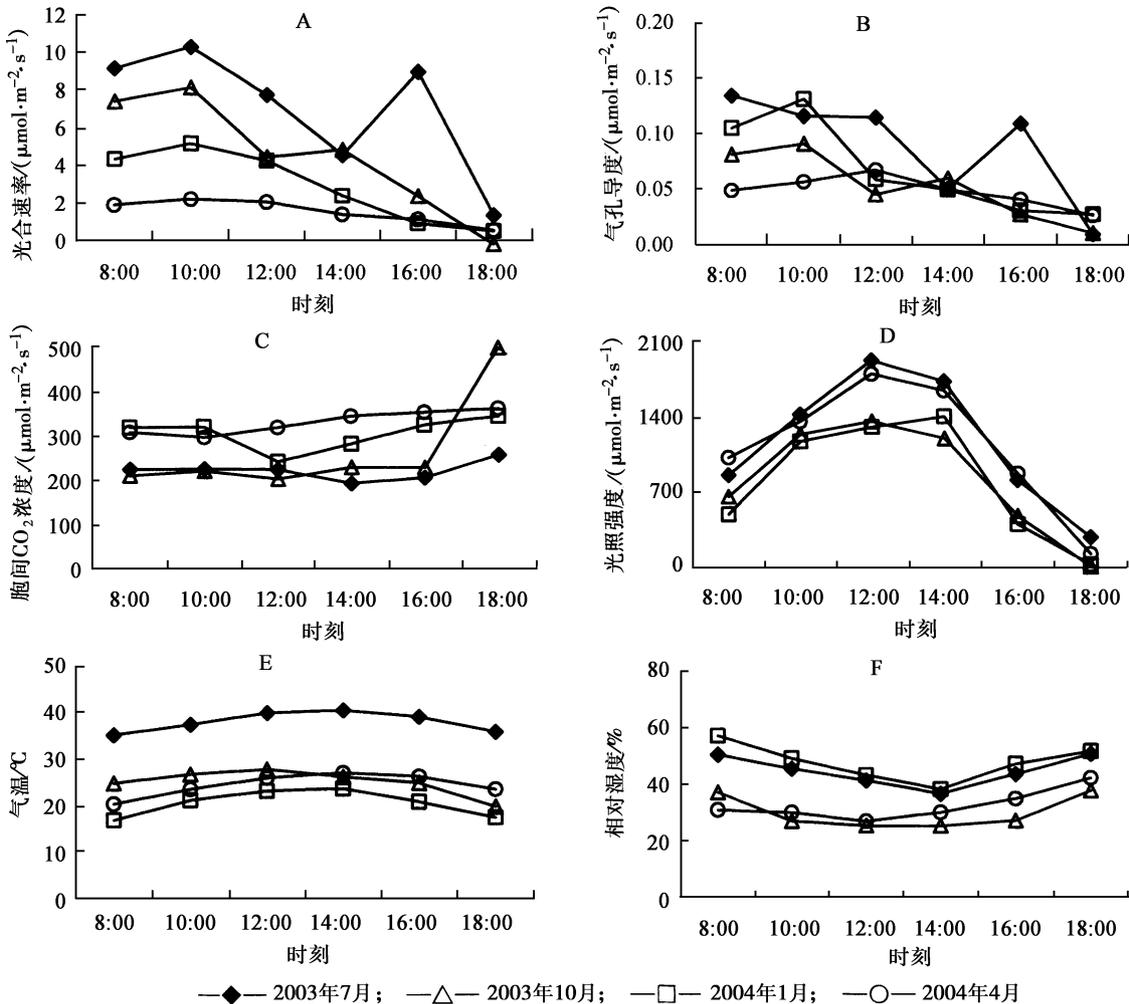


图 1 毛竹光合作用及环境因子日变化

3.2 光合作用年动态变化

从当年(2003年)6月竹叶完全展开至次年5月换新叶,毛竹光合作用年动态变化呈现为三峰曲线型,但不典型(图2)。光合作用高峰出现在6月、8月和次年3月,光合速率分别为 $9.38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $9.42 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $3.97 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,7月份($9.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)稍有回落,相比6月下降3.62%。毛竹8月份光合速率为全年最高,4月为全年最低($2.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),仅为8月份的25.05%,年平均光合速率为 $6.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

从季节来看,毛竹光合作用在夏季最强,秋季次

之,而冬、春季弱,其季节变化为一单峰曲线。光合速率四季均值分别为:夏季 $9.28 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、秋季 $6.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、冬季 $3.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、春季 $4.93 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

光合作用的季节变化规律同环境条件的变化和植物生长节律密切相关,是植物对环境适应的表现。夏季气温高、光照充足,新叶逐渐成熟,生理活性强,此时光合速率为一年中最高;秋季天气干燥、空气湿度下降,气孔导度降低,光合速率下降较大;冬季温度低、光照弱,叶片生理活性较低,光合速率低;而春季气温上升,光照增强,3月份光

合速率略有回升,但此时叶片已衰老、光合活性低,所以光合速率并不高,落叶的 4 月份光合速率

为全年最低,5 月份换新叶后,光合速率较之前几个月有较大幅升高。

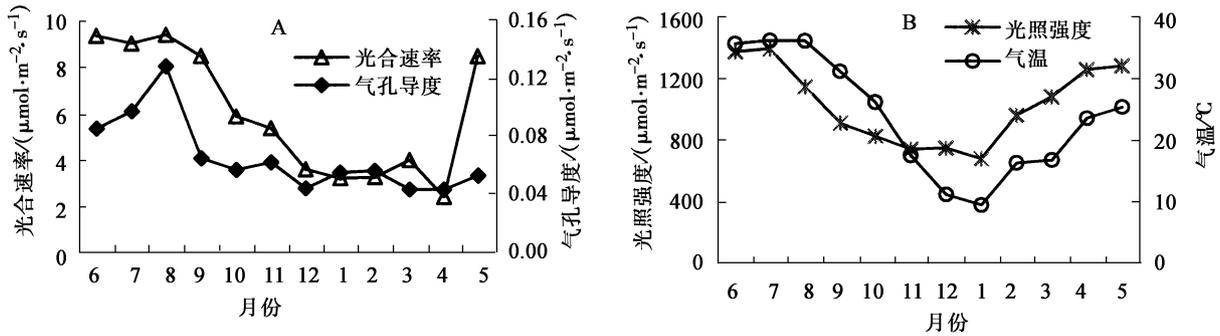


图 2 毛竹光合作用及主要环境因子年动态变化

3.3 叶绿素含量年动态变化

毛竹叶绿素含量的年动态变化为双峰曲线型(图 3)。6—8 月,随着竹叶成熟,叶绿素迅速合成,含量迅猛增加,在 10 月份达到第一个高峰,为 $3.28 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;随后,光照减弱、气温降低,叶绿素含量下降,1 月为 $1.82 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,与 10 月份相比下降了 44.51%;此后,叶绿素含量又略有回升,在 2 月出现第二个峰值,为 $2.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;到 4 月份,因叶片衰老即将凋落,叶绿素降解加速,含量急剧下降,为全年最低,仅 $1.14 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;5 月份竹子换叶后,叶绿素含量又升高,为 $1.66 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

毛竹叶绿素含量四季的平均值分别为夏季 $2.06 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、秋季 $2.95 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、冬季 $2.14 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、春季 $1.56 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,年平均为 $2.18 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

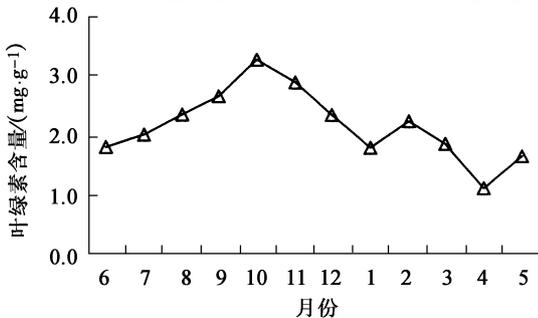


图 3 毛竹叶绿素含量年动态变化

4 讨论

4.1 光合作用日变化

不同的日变化曲线类型应是植物光合生理活性和环境因素的综合体现。不同季节毛竹光合作用日变化曲线的起伏波动幅度和曲线高峰出现的早晚,均可能主要是由于环境条件引起气孔开闭程度的不

同以及受植物自身生理活性的影响所导致。

有研究表明,毛竹光合作用日变化在夏季为双峰曲线,出现光合“午睡”现象;春、秋季为单峰曲线^[2,4]。本文的研究结果对上述毛竹春、夏季光合作用的日变化规律予以支持;而秋季的光合作用日变化规律不同,本文为不典型的双峰曲线,出现光合“午睡”现象,但午后光合速率回升幅度较小。日变化测定结果的差异,可能与林分年龄、生长季节、天气条件、地形、立地条件等诸多因素有关^[11],况且 2003 年夏、秋季出现了罕见的长期高温、干旱天气,所以秋季毛竹光合作用的日变化在某些条件下呈单峰曲线,在某些条件下呈双峰曲线都是可能的。

4.2 光合作用年动态变化

有研究认为,毛竹光合速率年动态变化为双峰曲线,高峰在 6 月和 11 月,11 月的光合速率最高^[2],且秋季的光合速率为四季最高^[2,4];黄承才等^[6]研究认为,毛竹的光合作用夏季最强,冬季最弱,季节变化呈单峰曲线型;而陈存及等^[7]对 9 个毛竹种源新竹的光合作用测定结果表明,毛竹的光合速率在一年中有两个峰值,第一次在 5 月,且为全年最高;第二次峰值在 10 月或 11 月,因种源不同而异。

从上述研究可看出,一年中,毛竹光合作用在初夏(文献[7]中 5 月份的测定时间为 5 月 28 日)和深秋各有一高峰,但对于光合作用最强的时期存在较大分歧。相比之下,本文测定的年动态变化曲线较为特殊,高峰出现在 3 月、6 月和 8 月,其中 8 月份光合速率最高;夏季的光合作用最强,秋季持续减弱,春季有一高峰。究其原因,可能是 2003 年的秋冬连旱使得毛竹一直处于严重的干旱胁迫状态(参照图 2A 中气孔导度的变化),结果导致光合速率持续下降,而待到春季旱情稍有缓解时,便在 3 月份出

现反弹。综合看来,光合作用最强的季节是夏季还是秋季,同当年的气候条件密切相关,因此研究者在不同年份的测定会得出不同的结果。

此外,陈存及等^[7]研究表明:中带毛竹种源新竹 7 月份的光合速率为全年最低,从 9 个种源的平均值来看,7 月份的光合速率也为全年最低,而 5 月底为全年最高,并认为这可能与不同季节酶活性有关,5 月份展叶期光合酶活性高。笔者认为该研究结论值得商榷。一般来说,7 月份新叶已成熟,其代谢旺盛、生理活性强,光合速率应不至于比冬季还低,这点可从本文和上述其他测定^[2, 4, 6]得到验证。

4.3 光合速率

对于毛竹的光合速率,不同的测定结果出入较大(表 1)。从表中可看出,文献[2]、[3]、[4]的测定是在同一时期、用同种实验仪器进行,所以测得的光合速率相近,但冬季的光合速率偏低;文献[6]中 4 月和 7 月的光合速率却显得稍高;而本文的测定结果与其它测定(文献[7]除外)相比,秋季的光合速率偏低、冬季光合速率稍高。考虑到不同测定年份的气候条件和实验仪器精度等因素的不同,这些差异都是可以接受的。

然而,文献[7]的光合速率与其它的研究报道相差很大,相同时期的光合速率不及其它测定的 1/3,甚至本文测定结果中的最低值也比其最高值要高。造成这种结果的原因到底是其研究方法(离体测定)还是实验材料,抑或是测定时仪器工作不正常而引起,值得探讨。

表 1 不同文献报道的毛竹光合速率大小比较

数据引用文献	光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
[2, 4]	春季 2~6;夏季 6~9;秋季 >11;冬季 0.31 ± 0.10
[3]	9月 >11;1月 <1
[6]*	1月 2.24;4月 8.58;7月 12.41;10月 8.98
[7]*	5月最高,为 2.24;7月最低,为 1.22;年平均 1.57
本文	春季 4.93;夏季 9.28;秋季 6.58;冬季 3.32;最高(8月)9.42;最低(4月)2.36;年平均 6.03

注:标有 * 文献的光合速率经笔者换算成统一单位 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,文献[6]中的为最大光合速率

4.4 叶绿素含量年动态变化

邱尔发等^[12, 13]的测定结果表明:从 5—12 月,叶绿素含量及叶表叶绿素浓度均在一年中呈现“低 - 高 - 低”的变化规律,且 10 月份最高。本文的研究结果对该结论给予支持。

一般认为,叶绿素含量的高低是影响植物光合作

用大小的一个内在因素,叶绿素含量与光合速率呈正相关^[14~17]。然而,本文的测定结果与此规律并不相符,从夏季到秋季,毛竹的叶绿素含量不断增加,而光合速率却逐渐下降。其中的原因可能是,2003 年秋季的干旱胁迫对毛竹光合作用的负面影响很大,而叶片叶绿素含量受的影响相对而言要小得多。

最后,值得注意的是,除了新竹在第二年换叶外,竹叶每两年换一次,开展竹叶全生活期的光合作用的动态研究,将能更全面地系统了解毛竹的光合生理特性。

参考文献:

- [1] 江泽慧. 在第四届中国竹子之乡联谊会暨全国竹(藤)业经济发展研讨会开幕式上的讲话[J]. 竹子研究汇刊, 2000, 19(3): 2~3
- [2] 黄启民, 杨迪蝶, 高爱新, 等. 不同条件下毛竹光合作用的研究[J]. 竹类研究, 1989, 8(2): 8~16
- [3] 许大全, 李德耀, 邱国雄, 等. 毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 叶光合作用的气孔限制研究[J]. 植物生理学报, 1987, 13(2): 154~160
- [4] 黄启民, 杨迪蝶, 高爱新. 毛竹光合作用的研究[J]. 林业科学, 1989, 25(4): 366~369
- [5] 杨迪蝶, 黄启民. 毛竹实生苗生物量及光合速率的研究[J]. 林业科学研究, 1990, 3(5): 461~465
- [6] 黄承才, 葛滢, 常杰. 中亚热带东部毛竹叶片光合及呼吸的研究[J]. 浙江林业科技, 2000, 20(5): 14~16
- [7] 陈存及, 邱尔发, 梁一池, 等. 毛竹不同种源光合特性研究[J]. 林业科学, 2001, 37(6): 15~19
- [8] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 33~38
- [9] 岳春雷, 刘亚群. 濒危植物南川升麻光合生理生态的初步研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(1): 71~75
- [10] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241~244
- [11] 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
- [12] 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
- [13] 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
- [14] 金洁, 骆耀平. 茶树光合作用研究进展[J]. 茶叶科学技术, 2002(1): 1~5
- [15] 吕芳德, 徐德聪, 潘晓杰. 果树光合作用研究进展[J]. 湖南林业科技, 2003, 30(3): 34~38
- [16] 文晓鹏, 罗允, 樊卫国, 等. 板栗光合生理的研究(一): 板栗叶片结构与光合速率[J]. 贵州农学院学报, 1995, 14(3): 48~52
- [17] 魏书奎, 于继洲, 宣有林, 等. 核桃叶片的叶绿素含量与光合速率关系的研究[J]. 北京农业科学, 1994, 12(5): 31~33