

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2020.04.020

# 煤污病害对灰金竹叶片光合及生理生态特性的影响

刘蔚漪<sup>1</sup>, 辉朝茂<sup>1</sup>, 刘广路<sup>2\*</sup>, 刘国武<sup>3</sup>, 罗选航<sup>3</sup>, 刘永娇<sup>3</sup>

(1. 西南林业大学, 丛生竹工程技术研究中心, 云南 昆明 650224; 2. 国际竹藤中心, 竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102; 3. 昆明市东川区二二二林场, 云南 昆明 654106)

**摘要:** [目的] 探讨煤污病对灰金竹生长的影响, 为灰金竹的科学栽培管理提供参考。[方法] 分别以正常和染病的灰金竹为研究对象, 采用 Li-6400XT 便携式光合系统测量叶片的光合特性指标、实验室测定生理特征指标、立竹构件与生物量等指标, 从生理代谢角度评价煤污病害对灰金竹的影响。[结果] (1) 煤污病可显著影响灰金竹的光合作用, 煤污病导致灰金竹光合速率、气孔导度和蒸腾速率等降低, 却增加了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和叶绿素含量。光照强度是影响正常灰金竹光合速率的主导因子, 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和大气 CO<sub>2</sub> 浓度是影响染病灰金竹光合速率的主导因子。(2) 灰金竹感染煤污病后, 可溶性蛋白含量降低, 超氧化物歧化酶活性和丙二醛含量升高, 叶片衰退速度加快, 将光能转化为化学能的机能下降。(3) 正常灰金竹立竹指标值均比染病灰金竹的立竹指标高, 除地径和枝下高差异不显著外, 胸径、全株高和壁厚率差异显著 ( $P < 0.05$ ), 且正常灰金竹生物量显著大于染病灰金竹。[结论] 煤污病影响灰金竹的光合特性, 使其光合作用降低, 叶片生理指标发生变化, 叶片衰退速度加快, 进而影响立竹指标和生物量, 降低灰金竹生产力。

**关键词:** 煤污病; 灰金竹; 光合; 生理指标; 生物量

**中图分类号:** S718.43

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2020)04-0160-09

灰金竹 (*Phyllostachys nigra* var. *henonis* (Mitford) Stapf. ex Rendle), 又名毛金竹, 粉金竹, 为云南分布最广、栽培面积最大的竹亚科刚竹属大型散生竹种。由于其耐寒耐旱, 在园林上应用较为广泛, 但易被煤污病害侵染, 一旦染病, 病叶光合作用受阻, 病竹营养不良, 致使竹林生长衰弱, 将严重降低其观赏价值。园林植物的光合生理特性与其自身的遗传特性和周围的环境因素紧密相关, 是植物栽培过程中重要的依据指标之一<sup>[1]</sup>。关于竹类植物光合特性的研究, 有酸雨胁迫<sup>[2]</sup>、施肥梯度<sup>[3]</sup>、CO<sub>2</sub> 浓度和光照强度变化<sup>[4]</sup> 等不同处理的研究, 且研究的竹种也各不相同。一些研究表明竹

子在受到胁迫时, 净光合速率 ( $P_n$ ) 日进程会发生变化<sup>[2]</sup>, 如未经酸雨胁迫的箬竹 (*Indocalamus tessellatus* Keng f.) 叶片  $P_n$  呈不明显的“双峰型” (近似“单峰型”), 而在酸雨胁迫下则表现出明显的“双峰型”。但是竹类植物是一个非常复杂的类群, 散生竹和丛生竹之间, 其生物学特性差别甚大, 即使是同一属的竹子, 不同竹种的植株大小、叶片大小、生活习性、光合特性等也有很大的差异。一些未受到胁迫的竹种  $P_n$  日变化规律也会表现出“双峰型”曲线, 如 4 种地被竹: 铺地竹 (*Sasa argenteastriatus* E.G.Camus)、菲白竹 (*Sasa fortune* (Van Houtte) Fiori)、鹅毛竹 (*Shibataea*

收稿日期: 2019-06-05 修回日期: 2019-07-23

基金项目: 十三五科技支撑课题 (2016YFD0600902, 2016YFD0600903, 2018YFD0600103); “竹藤种质资源培育技术创新” (2015BAD04B02); “云南滇南竹林生态系统定位观测研究站”运行经费资助

\* 通讯作者: 刘广路, 研究员。研究方向: 竹藤培育研究, E-mail: liuguanglu@icbr.ac.cn

*chinensis* Nakai) 和黄条金刚竹 (*Pleioblastus kongosanensis* f. *aureostriatus*)<sup>[5]</sup>, 常见的笋用竹  $P_n$  日变化规律也会表现出“双峰型”曲线, 如慈竹 (*Neosinocalamus affinis* (Rendle) McClure)、梁山慈竹 (*Dendroclamus farinosus* (Keng et Keng. f.) Chia et H. L. Fung)、桂竹 (*P. bambusoides* Sieb. et Zucc.) 和刚竹 (*P. sulphurea* (Carr.) A. 'Viridis') 等<sup>[6]</sup>, 以及云南大型的牡竹属竹种, 如云南甜龙竹 (*D. brandisii* (Munro) Kurz)、龙竹 (*D. giganteus* Munro.) 和野龙竹 (*D. semiscandens* Hsueh et D. Z. Li)<sup>[7]</sup>。因不同竹种的光合生理特性差异较大, 且影响光合作用的主要因素也各不相同, 甚至竹叶的颜色由于叶绿素含量等存在差异<sup>[8]</sup>, 竹子在受到病虫害胁迫时光合特性会发生怎样的变化是值得探索的问题。研究已经证实, 植物衰老的过程同时也是活性氧代谢失调积累的过程<sup>[9]</sup>, 当竹子感染煤污病后, 竹子叶片细胞的酶功能是否会发生紊乱? 植株的光能利用率和  $CO_2$  同化是否会受到抑制? 从而是否会影响植株的发育进程和生长状况? 这些都是未知的。

竹煤污病又称竹煤病、竹煤烟病, 病原为小煤炱菌 (*Meliola* sp.) 和煤炱菌 (*Caodium* spp.)。蚜虫和蚧壳虫在竹枝叶上分泌出含糖甜味的黏液后<sup>[10]</sup>, 病原孢子落在上面而形成灰黑色如煤污状物质<sup>[11]</sup>, 引起植物发病。该病在我国各竹区的多种竹子上均有发生<sup>[11]</sup>。病害初期, 叶片正面有黑色烟煤状病斑出现, 有的沿主脉扩展, 以后逐渐增多, 连接成片, 使整个叶面、嫩梢上布满黑霉层, 阻碍叶片进行光合作用, 染病植株营养不良、生长缓慢, 叶片提早凋落, 从外形上, 竹林灰蒙蒙, 死气沉沉, 严重影响其观赏价值和经济价值。本研究以感染煤污病的灰金竹为研究对象, 试图通过分析染病后灰金竹光合特性、生理特性及立竹指标和生物量等因子, 综合评价煤污病对灰金竹的影响, 为灰金竹的栽培和管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验在云南省西南林业大学珍稀特有竹种园进行, 该园始建于1991年, 占地面积1.3余  $hm^2$ , 是薛纪如先生亲手组建, 共引种云南及周边地区各种珍稀特有和经济竹种160余种, 经过几年引种栽

培, 形成一定规模。该竹园位于云南省昆明市东北方向,  $102^{\circ}45' E$ 、 $25^{\circ}4' N$ , 海拔1920 m。昆明市年平均温度为  $14.7^{\circ}C$ , 最高温度为  $31.5^{\circ}C$ , 大于  $10^{\circ}C$  的活动积温为 4 479.7  $^{\circ}C$ , 年平均降水量为 1 011.8 mm, 主要集中于5—10月份, 为全年降水量的 88.45%, 年平均蒸发量为 1 867.7 mm, 干湿季明显, 气候主要受西南季风大陆气团的影响, 春、冬季常为旱季。

### 1.2 灰金竹生物学和生态学特性

灰金竹原产我国黄河流域以南地区, 是刚竹属自然分布最广的竹种之一, 西起云南、贵州, 东迄江苏沿海, 北至陕西、河南。日本、欧洲及美洲均有引种栽培。垂直分布在海拔 50~1 500 m。灰金竹的地下茎属单轴型。与原变种的区别在于秆绿色, 不变为紫黑色, 形体较为粗大。竿高 6~15 m, 直径 4~10 cm。地下鞭根系统主要分布于 0~20 cm 土层中, 地下鞭芽数量为 1 028.7 个  $\cdot m^{-2}$ <sup>[12]</sup>。竹笋淡红褐色或带褐色, 在平均气温  $15^{\circ}C$  以上时开始出土, 到高生长结束需 13~22 天<sup>[13]</sup>。通常是在 3 月上旬至 4 月中旬开始发笋, 到 5 月上旬出笋结束, 6 月上旬抽枝长叶, 7—9 月大量长鞭, 12 月后生理活动逐渐缓慢, 翌年 2 月中旬萌发叶芽, 生理活动恢复。适应性和抗逆性均强。具有较强的耐寒性, 能耐  $-20^{\circ}C$  低温; 较耐干旱瘠薄, 喜欢深厚肥沃、排水良好的土壤, 忌排水不良的低洼地, 主要病虫害为黑粉病<sup>[14]</sup>。

### 1.3 试验方法

(1) 光合指标测定。染病竹林与正常竹林的林分结构、立地条件基本一致, 于 2016 年 10 月 18 日 (晴天), 在染病竹林与正常竹林分别选择 2 年生植株各 3 株, 每株选取向阳面、面积相当的叶片各 1 片进行标记, 利用自然光照, 从 8:30—17:30 时每隔 1 h 测定 1 次, 并重复 3 次取平均值。Li-6400XT 便携式光合系统自动记录光合指标, 使用开放式气路, 空气流速为  $500 s \cdot m^{-3}$ , 大气压为 100 KPa, 叶室面积为  $2 cm \times 3 cm$ 。

(2) 比叶质量测定。在竹秆中部靠外围方向的枝条上, 各取 50 片 1 年生的成熟叶片, 10 片竹叶为 1 组, 重复 5 次, 用游标卡尺 (精确到  $0.02 mm$ ) 以测量叶片厚度。再用打孔器从 50 片叶中部打取 100 个圆片, 直径 0.6 cm, 在  $80^{\circ}C$  的温度下持续烘干, 直到称量变化不明显为止, 测得其最后干质

量, 计算其比叶质量。

(3) 叶绿素及生理指标测定。为反映正常灰金竹感染竹煤污病后的叶片衰退情况, 从2016年6—10月, 测定5个月内可溶性蛋白(SP)、超氧化物歧化酶(SOD)活性和丙二醛(MDA)、叶绿素含量的变化情况。SP测定: 称取鲜样0.2 g, 采用考马斯亮蓝法, 在595 nm波长下比色测定吸光度, 通过标准曲线获得蛋白质含量<sup>[15]</sup>。SOD、MDA提取参考乔匀周文献<sup>[9]</sup>。叶绿素含量用浸提法测定<sup>[6]</sup>, 选取试验植株中部外围枝的成熟叶片, 用清水洗净、擦干、剪碎(面积约1 mm<sup>2</sup>), 随机取样称取0.25 g(精确到0.01 g)放入试管中, 用浸提液(丙酮:乙醇:蒸馏水体积比=4.5:4.5:1.0)定容至20 mL在暗处静置36 h, 以浸提液为空白对照, 用紫外分光光度计分别测得叶绿素提取液的吸光值A<sub>649</sub>和A<sub>665</sub>, 利用叶绿素含量计算公式进行计算。

(4) 立竹构件与生物量测定。分别从正常和染病的竹林中选取2年生样竹各20株, 保证径级一致, 齐地伐倒后逐株测量立竹胸径、地径、全高、枝下高、100 cm长度竹秆的上端壁厚和上端直径等指标, 再计算立竹平均壁厚率(壁厚率=上端壁厚/上端直径)。同时分别称量竹秆、竹枝和竹叶的鲜质量, 取样竹5株, 分离竹秆、竹枝及竹叶, 105℃杀青后, 85℃下烘干至恒质量, 计算各器官的生物量<sup>[16]</sup>。

#### 1.4 数据分析

数据采用Microsoft Excel 2007和SPSS软件进行方差分析和图表处理。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片 P<sub>n</sub> 值日变化

P<sub>n</sub>值与竹子同化物生产能力正相关<sup>[17]</sup>。由图1可知, 染病灰金竹的P<sub>n</sub>值低于正常灰金竹, 两者变化趋势一致, 分别在上午10:30和15:30出现两次峰值, “午休”现象明显。上午8:00—10:30叶片P<sub>n</sub>值随着光照强度的增加呈上升趋势, 并且在10:30出现全天第1个高峰值, 随着光照强度和气温的继续升高, 光合速率下降, 在13:30—14:30之间出现光合速率的最低值, 正常灰金竹的下降幅度为77.70%, 染病灰金竹的下降幅度为80.72%, 随着光照强度减弱, P<sub>n</sub>值回升, 在15:30左右又出

现1个高峰, 正常灰金竹的第2高峰值为第1峰值的64.39%, 染病灰金竹的第2峰值为第1峰值的67.32%。染病灰金竹的叶片附着一层煤烟状物质, 使叶片对环境温度、光合有效辐射的变化反应迟钝, 降低了其对光能利用的潜力, 染病灰金竹的P<sub>n</sub>日最大值低于正常灰金竹的P<sub>n</sub>日最大值, P<sub>n</sub>日均值低于正常灰金竹的P<sub>n</sub>日均值。

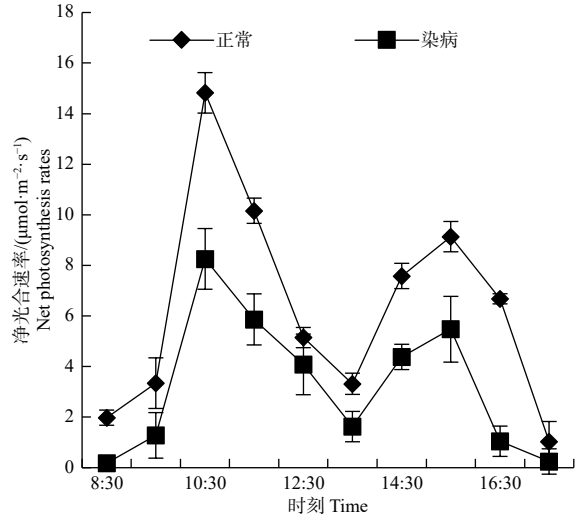


图1 正常和染病灰金竹的P<sub>n</sub>日变化  
Fig. 1 Diurnal variation of net photosynthetic rate of healthy and infected *p. nigra* var *henonis*

### 2.2 叶片光合和气体交换参数的日变化规律

由图2可知, 光合有效辐射和大气温度的变化趋势一致, 大气温度的降低稍微滞后太阳有效辐射。正常与染病灰金竹两者的气孔导度(Cond)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)以及蒸腾速率(T<sub>r</sub>)的变化趋势基本一致, 峰值的出现点也基本一致。Cond分别在10:30和15:30出现2个峰点, C<sub>i</sub>随着时间的推移都在逐渐减低, 下午16:30后回升, 两者T<sub>r</sub>值均在中午12:30达到最大值, 之后逐渐减低。总的来说, 染病灰金竹Cond、T<sub>r</sub>值都要比正常灰金竹的低。Cond值低到48%~68%, T<sub>r</sub>值低到50%~70%。但是就C<sub>i</sub>来看, 染病灰金竹比正常灰金竹的值高, 平均高出18%左右, 两者的变化趋势基本一致, 随着时间的推移逐渐降低, 但16:30后, 有上升趋势。

### 2.3 叶片光合特性相关性分析

染病灰金竹P<sub>n</sub>值低于正常灰金竹, 分析光合作用中P<sub>n</sub>与其他影响因子相关性, 可以找出染病后的灰金竹光合作用中的关键影响因素。正常和染

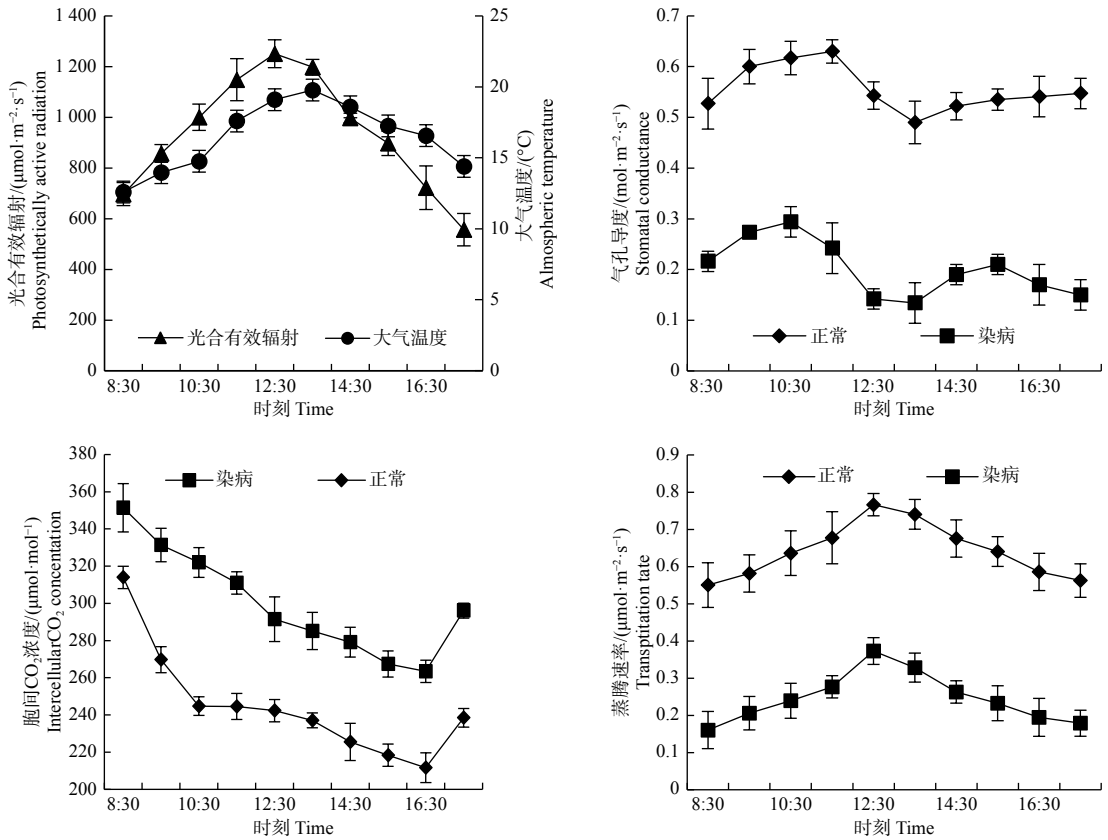


图 2 正常和染病灰金竹叶片气体交换参数的日变化曲线

Fig. 2 Diurnal change curves of gas exchange parameters of leaf of healthy and infected *P. nigra var henonis* tested

病灰金竹光合特性多元回归分析见表 1。

呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 相关系数分别为

由表 1 可知, 正常灰金竹  $P_n$  与 Cond、 $T_r$ 、PAR

0.732、0.599、0.800, 其中 PAR 与  $P_n$  的相关系数

表 1 正常灰金竹和染病灰金竹  $P_n$  值与影响因子的相关关系矩阵

Table 1 Correlations analysis of photosynthetic rate and other factors on healthy and infected *P. nigra var henonis*

类型 Type	因子 Factor	$P_n$	Cond	$C_i$	$T_r$	$T_a$	$C_a$	RH	PAR
A	Cond	0.732**	1.000						
B		0.532	1.000						
A	$C_i$	-0.332*	-0.68	1.000					
B		-0.592**	-0.128	1.000					
A	$T_r$	0.599**	0.531**	0.201	1.000				
B		0.314	0.771**	0.112	1.000				
A	$T_a$	0.512*	-0.332**	0.256**	0.612**	1.000			
B		0.613*	-0.332**	-0.378**	0.579**	1.000			
A	$C_a$	0.230	0.163*	0.059	0.231	-0.451**	1.000		
B		-0.631**	-0.261	0.135	0.339	-0.351*	1.000		
A	RH	-0.119	0.273**	0.269*	0.669*	-0.130	0.803**	1.000	
B		-0.210	0.314*	0.364*	0.541**	-0.213	0.298**	1.000	
A	PAR	0.800**	-0.149*	-0.541**	0.562*	0.456**	-0.669**	-0.801**	1.000
B		0.432*	0.210*	-0.491**	0.399**	0.356**	-0.412**	-0.423**	1.000

注: A: 健康灰金竹, B: 染病灰金竹, \*\*表示极显著相关, \*表示显著相关。

Note: A: healthy *P. nigra var henonis*, B: infected *P. nigra var henonis*, \*\* means extremely significant correlation, \* means significant correlation.



最大, PAR是影响  $P_n$  的主导因子。 $P_n$  与气温 ( $T_a$ ) 呈显著相关 ( $P<0.05$ ), 而  $T_a$  又与 PAR 极显著正相关。 $C_i$  与 PAR 极显著负相关 ( $P<0.01$ ), 与  $P_n$  呈显著相关 ( $P<0.05$ )。由表 1 可知, 染病灰金竹  $C_i$  与  $C_a$ 、 $P_n$  呈极显著负相关 ( $P<0.01$ ), 相关系数分别为  $-0.592$ 、 $-0.631$ , Cond 与  $T_r$  呈极显著正相关 ( $P<0.01$ ),  $T_r$  又与  $T_a$ 、RH 和 PAR 呈极显著正相关 ( $P<0.01$ )。影响染病灰金竹  $P_n$  的主导因子是  $C_i$  和  $C_a$ 。

## 2.4 生长季叶绿素含量及生理指标的变化趋势

叶绿素作为光合色素, 参与光合作用中光能的

吸收、传递和转化, 其含量与比值是衡量植物是否适应环境的重要指标之一<sup>[18]</sup>。由表 2 可知: 正常灰金竹的叶片厚度 (1.10 mm) 和染病灰金竹叶片厚度 (1.12 mm) 无显著差异; 正常灰金竹的比叶质量 ( $0.57 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) 显著 ( $P<0.05$ ) 小于染病灰金竹的比叶质量 ( $0.66 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ ); 正常灰金竹叶片的叶绿素 a ( $1.06 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )、叶绿素 b ( $2.03 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) 含量及叶绿素总量 ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) 都极显著 ( $P<0.01$ ) 小于染病灰金竹的叶绿素 a ( $1.21 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )、叶绿素 b ( $2.69 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) 含量及叶绿素总量 ( $3.90 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )。

表 2 正常灰金竹和染病灰金竹部分生理特征

Table 2 Physiological and photosynthetic characters for healthy and infected *P. nigra* var *henonis*

类型 Type	叶厚度 Leaf thickness/mm	比叶质量 Leaf specific gravity/( $\text{mg}\cdot\text{mm}^{-2}$ )	叶绿素a Chlorophyll a( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	叶绿素b Chlorophyll b( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	叶绿素总量 Total chlorophyll contents( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	叶绿素a/叶绿素b Chla/Chlb
A	1.10±0.09 a	0.57±0.03 b	1.06±0.10 b	2.03±0.62 b	3.09±0.04 b	0.45±0.03 b
B	1.12±0.08 a	0.66±0.02 a	1.21±0.06 a	2.69±0.34 a	3.90±0.03 a	0.52±0.04 a

注: A健康灰金竹, B染病灰金竹, 表中数据 $n=5$ , 不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。

Note: A: healthy *P. nigra* var *henonis*, B: infected *P. nigra* var *henonis*. The number of data acquisition in this table is 5. Different lower case letters show significant difference ( $P<0.05$ ).

由表 3 可知, 灰金竹叶绿素总量、可溶性蛋白含量、超氧化物歧化酶活性、丙二醛 4 个生理指标在生长季 (6—10 月) 的变化情况。染病灰金竹叶绿素总量始终比正常灰金竹高, 随时间推移, 叶绿素总量逐渐减低, 染病灰金竹叶绿素总量的下降速度要高于正常灰金竹。进入 9 月份后, 染病灰金竹叶绿素总量显著下降, 下降率达到 32%, 而此时正常灰金竹叶绿素总量下降率只有 11%。进入 10 月后, 染病灰金竹叶绿素继续以 40% 的速度迅速下降, 而正常灰金竹叶绿素下降的速度相对平缓, 只有 22%, 正常灰金竹叶绿素总量随着时间的变化各月份之间的差异不显著 ( $P>0.05$ ), 而与染病灰金竹的叶绿素总量差异显著 ( $P<0.05$ )。

可溶性蛋白 (SP) 是光合作用酶以及电子传递体和光合色素的主要成分<sup>[4]</sup>。由表 3 可知, 从 6 月份到 10 月份, 正常灰金竹与染病灰金竹叶片可溶性蛋白含量随着时间的变化各月份之间的差异显著 ( $P<0.05$ ), 染病灰金竹叶片 SP 含量始终较正常灰金竹的叶片低, 且差异显著 ( $P<0.05$ ), 两者 SP 都随时间推移呈下降趋势, 反应了叶片的衰退的过程, 尤其是进入 9 月份后, 叶片衰退的速度

加快, 染病灰金竹叶片的衰退速度明显高于正常灰金竹的叶片, 进入 10 月后, 染病灰金竹叶片的 SP 比 6 月份下降了 49%。

超氧化物歧化酶 (SOD) 是植物体内清除或减少自由基的重要保护酶之一, 具有特殊的生理活性, 是生物体内清除自由基的首要物质<sup>[19]</sup>。由表 3 可知, 正常的与染病的灰金竹, 其叶片的 SOD 值都随着衰老进程的推进而迅速地降低, 而在这个过程中, 染病灰金竹叶片 SOD 值始终高于正常灰金竹 1~2 倍, 且差异显著 ( $P<0.05$ ), 并且下降的速率要大于正常灰金竹, 从生长初期到生长末期, SOD 值下降了 65%。

丙二醛 (MDA) 是植物膜脂过氧化产物, 其含量与质膜被破坏的程度直接相关, 是膜系统受害的重要标志之一, MDA 值越高说明植物细胞膜脂过氧化越严重。在叶片的衰老过程中观测 MDA 值的变化, 可以直接反应叶片衰老的速度和受胁迫的程度<sup>[19]</sup>。由表 3 可知, 在生长季, 正常和染病的灰金竹, 其叶片的 MDA 值都随着时间的变化而持续升高, 进入生长末期, 染病灰金竹 MDA 值比初期升高了近 100%, 而每个时期, 染病灰金竹叶 MDA

表3 正常灰金竹和染病灰金竹生理指标的变化情况

Table 3 The variation of physiological indicators of healthy and infected *P. nigra* var *henonis*

类型 Type	指标 Factor	6月15日 June 15th	7月15日 July 15th	8月15日 August 15th	9月15日 September 15th	10月15日 October 15th
A	Cr	2.49±0.26 Aa	2.51±0.11 Aa	2.44±0.01 Aa	2.20±0.17 Ab	2.10±0.21 Ab
B		3.90±0.53 Ba	3.81±0.21 Ba	3.87±0.19 Ba	3.66±0.18 Bb	3.49±0.33 Bbc
A	SP	36.65±2.01 Aa	32.13±1.76 Ab	28.97±2.03 Ac	24.88±1.73 Ad	20.11±4.63 Ae
B		34.21±3.10 Ba	30.31±2.30 Bb	26.90±1.11 Bc	20.14±2.01 Bd	16.74±1.31 Be
A	SOD	154.23±16.21 Aa	132.12±12.22 Ab	100.01±11.02 Ac	65.12±5.70 Ad	51.33±7.01 Ae
B		295.63±22.32 Ba	265.45±21.43 Bb	199.99±19.12 Bc	186.45±18.13 Bcd	102.12±9.50 Be
A	MDA	18.53±1.91 Ad	22.63±1.76 Ac	29.89±2.03 Ab	40.54±2.73 Aa	42.99±4.63 Aa
B		28.36±3.10 Be	29.87±2.04 Bd	35.99±3.11 Bc	48.56±2.03 Bb	59.33±3.31 Ba

注: A 为健康灰金竹, B 为染病灰金竹, 表中数据 $n=5$ , Cr 为叶绿素总量, SP 为可溶性蛋白含量, SOD 为超氧化物歧化酶活性, MDA 为丙二醛含量。不同大写字母表示相同时间内不同类型之间的差异显著 ( $P<0.05$ )。不同小写字母表示不同时间内同一类型之间的差异显著 ( $P<0.05$ )

Note: A: healthy *P. nigra* var *henonis*, B: infected *P. nigra* var *henonis*, the number of data acquisition in this table is 5. Cr means Total Chlorophyll Content, SP means Soluble Protein Content, SOD means Superoxide Dismutase Activity, MDA means Malonaldehyde Content. Different capital letters show significant difference among different types in the same time ( $P<0.05$ ). Different lowercase letters indicate significant differences between the same types at different time ( $P<0.05$ ).

含量始终比正常灰金竹高出 20%~53%, 其中初期和末期高出的比例值更大分别为 53% 和 38%。

### 2.5 立竹构件与生物量比较

从表 4 可知, 正常灰金竹立竹指标均比染病灰金竹的立竹指标大, 除地径和枝下高两个值差异不显著外, 胸径、全株高和厚壁率差异显著 ( $P<0.05$ )。研究表明立竹的竹壁厚度可以反映气候条件(温度、湿度)、立地条件、竹林经营类型和竹林经营水平等因子差异<sup>[20]</sup>。从表 4 可知, 正常灰金竹和染病灰金竹的厚壁率差异显著, 正常灰金竹厚壁率 ( $0.34±0.18$ ) 大于染病灰金竹的厚壁率 ( $0.26±0.12$ )。

植物初级生产力的重要组成部分是生物量, 为适应异质环境, 保证生存和生长, 植物个体不仅会改变表型特征及生长特性, 而且会最大潜能地有效分配各器官之间的生物量<sup>[21]</sup>。从表 4 可知, 正常灰金竹的单株地上生物量 ( $1\ 711.20±186.38\text{ g}$ ) 要显著大于染病灰金竹 ( $1\ 512.54±146.62\text{ g}$ ), 正常灰金竹的秆、枝、叶生物量也均显著大于染病灰金竹

( $P<0.05$ )。正常灰金竹不同器官生物量分配比率分别为秆 52.27%, 枝 37.34%, 叶 10.39%, 染病灰金竹不同器官生物量分配比率分别为秆 51.60%, 枝 37.94%, 叶 10.46%, 两者差异不显著 ( $P>0.05$ )。

## 3 讨论

(1) 本试验结果表明, 煤污病可显著影响灰金竹的光合作用, 导致灰金竹  $P_n$ 、Cond、 $T_l$  和 SP 等明显降低, 却增加了  $C_i$  和叶绿素含量, 分析原因可知, 病害降低叶片光合能力的机理主要包括 2 个层面。

第一层面, 病害通过降低 Cond, 从而减少进入气孔的  $CO_2$  量, 进而降低了  $P_n$ <sup>[22-23]</sup>。本研究中染病灰金竹比正常灰金竹的光合速率低, 通过分析光合作用中各因素的相关性, 正常灰金竹光合速率与 Cond 是呈极显著正相关 ( $P<0.01$ ) 的, 也就印证了第一个层面。染病后的灰金竹 Cond 降低,  $P_n$  降低, 其光合产物就降低, 长此以往, 染病灰金竹的生长状况受到影响。与此同时, 当气孔活动

表4 正常灰金竹和染病灰金竹立竹构件与生物量比较

Table 4 Biomass aboveground parts and modules of healthy and infected *P. nigra* var *henonis*

类型 Type	地径 Ground diameter/cm	胸径 DBH/cm	全高 Tree height/m	枝下高 Height under branch/m	厚壁率 Thickness ratio/r	秆质量 Culm weight/g	枝质量 Branch weight/g	叶质量 Leaf weight/g	地上生物量 Aboveground biomass/g
A	3.93 a(0.71)	3.53 a(0.78)	9.31 a(1.15)	4.58 a(1.90)	0.34 a(0.18)	894.48 a(108.51)	638.91 a(92.29)	177.81 a(68.33)	1 711.20 a(186.38)
B	3.27 a(0.12)	2.83 b(0.55)	7.65 b(1.66)	4.03 a(1.68)	0.26 b(0.12)	780.49 b(127.20)	573.91 b(191.73)	158.15 b(52.95)	1 512.54 b(146.62)

注: A 为健康灰金竹, B 为染病灰金竹, 表中数据 $n=20$ , 不同小写字母表示不同类型间差异显著 ( $P<0.05$ )。

Note: A: healthy *P. nigra* var *henonis*, B: infected *P. nigra* var *henonis*. The number of data acquisition in this table is 20. Lower case letters show significant difference among different types ( $P<0.05$ ).

受到抑制时,也会严重阻碍蒸腾作用。一方面  $T_r$  与 Cond 呈正相关,较高的  $T_r$  有利于根部无机营养的快速运转,间接刺激了光合作用。另一方面,竹子生长的环境一般水分充足,高的  $T_r$  促进了竹子的光合作用<sup>[17]</sup>,染病灰金竹的  $T_r$  降低,破坏植物体内水分平衡,造成净光合速率降低,所以染病灰金竹的  $T_r$  要显著低于正常灰金竹(50%~70%)。正常灰金竹  $C_i$  比染病灰金竹低,随着时间的推移逐渐降低,但是 16:30 后,有上升的趋势。表明病变导致叶片呼吸作用增加,在抑制光合作用的同时造成净光合产物分解,这与前人的研究结果一致<sup>[22,24]</sup>。通过分析光合作用中各因素的相关性,染病灰金竹  $C_i$ 、 $C_a$  与  $P_n$  呈极显著负相关( $P < 0.01$ ),也说明了这一点。 $C_a$  的升高,导致细胞  $C_i$  的增加,植物为保持胞间  $CO_2$  分压始终低于大气  $CO_2$  分压(20%~30%),必须降低气孔开闭程度,从而降低 Cond,进而减少  $C_i$ <sup>[25]</sup>,以保证光合作用的进行。

第二层面,病害在改变光合作用的同时还影响叶片代谢功能,如呼吸作用增加,抑制光合电子传递,减少光合有效色素含量或降低酶活性,侵染宿主细胞引起溶质改变等<sup>[25]</sup>。通常情况下植物被病虫害侵染后,叶绿素含量会呈现降低趋势<sup>[26]</sup>。本研究中染病后的灰金竹光合有效色素含量高于正常灰金竹,这一点和机理的第二个层面有冲突,分析原因,有两种可能性。其一,与叶片的受损程度有关系,其他植物在受到病害后叶片会发黄、会溃烂,而灰金竹感染煤污病后,叶片并不会发生这些病变。叶片完好无损,降低了叶绿素流失的可能性,其二,可能是染病灰金竹通过增加叶绿素 a 来将光能转化为化学能。研究表明,植物能够通过控制太阳能到化学能转换的效率来适应光环境的变化<sup>[27]</sup>。通常情况下,在弱光下生长的植物叶片叶绿素含量会增加,以便增加光捕获<sup>[28]</sup>,从而提高水分利用效率,改善营养状况<sup>[29]</sup>。染病灰金竹因为叶片被黑色的煤粉覆盖,就好像给叶片搭了一个遮阴棚,使叶片处于阴暗的环境中,在有限的光照条件下染病灰金竹为保持光合作用的正常进行,就必须增加能捕获光的叶绿素,所以试验结果显示染病后,灰金竹叶片的叶绿素总量会显著高于正常灰金竹。

在生长季节 6—10 月份,正常和染病灰金竹叶叶绿素总量都在降低,随着时间的推移,天气逐渐寒

冷,光照减弱,染病灰金竹叶叶绿素总量下降的速度和比例要高于正常灰金竹,说明染病灰金竹叶片病变后,其抗逆性已逐渐降低,因此对气候变化的响应更加敏感。在生长期间,正常灰金竹叶片 SP 始终高于染病灰金竹,进一步说明正常灰金竹具有较强的光合生理生化特性。且随着时间推移,叶片的叶绿素和 SP 降低的速率增加,衰退的速度增加,这一点和病害降低叶片光合能力的机理第二个层一致,与冷寒冰等人<sup>[15]</sup>的研究结果一致。

(2) 灰金竹感染煤污病后,光合速率下降,叶片衰退速度加快,将光能转化为化学能的机能下降,长此以往,染病竹林不仅在外观上受到影响,整个竹林也将逐渐衰败。在灰金竹的生长期,叶片的可溶性蛋白、超氧化物歧化酶活性都随着叶片衰退的进程而递减,且递减的速率都要高于正常灰金竹,而 SOD 值随着衰退的进程而递增,SOD 值增加说明染病植株可能是想通过消耗大量 SOD 消除氧自由基对植株的伤害,这与植物在遭受胁迫时,会增加抗氧化酶活性以消除胁迫因子的氧化作用原理一致<sup>[30]</sup>。通过对比分析正常灰金竹和染病灰金竹的立竹构件与生物量因子可以知道,正常灰金竹的植株个体要比染病灰金竹健壮,单株生物量更高。植物为了抵御病虫害侵害,会加快次生代谢合成进度,进而影响到光合产物积累为碳水化合物的过程,进而影响到植株的生长<sup>[31]</sup>。这也说明,一旦灰金竹染病后,煤污覆盖叶片后,叶片生理指标受到影响,光合作用降低,从而减少生物量的积累<sup>[32]</sup>。因此对于染病的灰金竹,除了进行必要的化学防治以外,还应对竹林进行必要的修剪,保持适当的密度,以保证通风透光,减少病害的发生。透光率是影响林下植被生存和生长的潜在因素,林内光照的改变会引起林下植被种类、数量、生物量等的变化<sup>[33]</sup>。对于灰金竹煤污病的治疗来说,减少林分密度,增加透光度是十分必要的措施。

## 4 结论

(1) 煤污病可显著影响灰金竹的光合作用。煤污病导致灰金竹光合速率、气孔导度和蒸腾速率等因子降低,却增加了胞间  $CO_2$  浓度和叶绿素含量。光照强度是影响正常的灰金竹光合速率的主导因子,胞间  $CO_2$  浓度和大气  $CO_2$  浓度是影响染病灰金竹光合速率的主导因子。



(2) 煤污病可显著影响灰金竹的生理活动。灰金竹感染煤污病后,可溶性蛋白降低,超氧化物歧化酶活性和丙二醛含量升高,叶片衰退速度加快,将光能转化为化学能的机能下降。

(3) 煤污病可显著影响灰金竹立竹指标和生物量,降低灰金竹生产力。正常灰金竹立竹指标值均比染病灰金竹的立竹指标大,除地径和枝下高差异不显著外,胸径、全株高和厚壁率差异显著( $P < 0.05$ ),且正常灰金竹生物量显著大于染病灰金竹,但枝、秆、叶各器官分配比率差异不显著( $P > 0.05$ )。

### 参考文献:

- [1] 于晓霞,阮成江.曼陀罗光合特性研究[J].植物资源与环境学报,2011,20(1):40-45.
- [2] 谢寅峰,杨万红,杨阳,等.外源一氧化氮对模拟酸雨胁迫下箬竹光合特性的影响[J].生态学报,2007,27(12):5193-5201.
- [3] 李伟成,王树东,钟哲科,等.不同施肥梯度下竹竹的形态和光合响应[J].竹子研究汇刊,2010,29(2):12-17.
- [4] 王亚萍,王开运,张远彬,等.缺苞箭竹气体交换对CO<sub>2</sub>浓度及光照强度的响应[J].西北林学院学报,2008,23(1):6-9.
- [5] 刘国华,王福升,丁雨龙,等.4种地被竹光合作用日变化及光合光响应曲线[J].福建林学院学报,2009,29(3):258-263.
- [6] 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):9-13,39.
- [7] 刘蔚漪,辉朝茂,陆燕元,等.牡竹属3种竹种光合特性及其影响因素分析[J].热带作物学报,2016,37(9):1781-1786.
- [8] 陈卫元.锦竹光合特性的初步研究[J].江苏农业学报,2008,24(6):901-905.
- [9] 乔匀周,刘孟雨,王开运,等.光强对缺苞箭竹和青杨叶片衰老进程中生理特点的影响[J].浙江大学学报:农业与生命科学版,2008,34(3):255-260.
- [10] 罗集丰,郑奕雄,黄菊珊,等.麻竹病害发生规律及防治对策[J].广东农业科学,2011(9):63-64,71.
- [11] 崔会平.竹子煤污病的识别及防治[J].植物医生,2008,21(2):28-29.
- [12] 孟勇,艾文胜,杨明,等.毛金竹鞭系结构调查[J].湖南林业科技,2015,42(6):126-128,135.
- [13] 余志华,饶慧萍.乡土竹种毛金竹新造林出笋成竹规律探究[J].华东森林经理,2011,25(1):25-26.
- [14] 王海霞,彭九生,曾庆南,等.武夷山自然保护区毛金竹群落特征初步调查[J].世界竹藤通讯,2015,13(2):15-17.
- [15] 冷寒冰,叶康,秦俊,等.遮阴对2种地被竹光合特性的影响[J].西北林学院学报,2016,31(1):65-70.
- [16] 郭子武,李迎春,杨青平,等.花吊丝竹立竹构建与生物量关系的研究[J].亚热带热带植物学报,2009,17(6):543-548.
- [17] 吴志庄,杜旭华,熊德礼,等.不同类型竹种光合特性的比较研究[J].生态环境学报,2013,22(9):1523-1527.
- [18] 王亚楠,董丽娜,丁彦芬,等.遮阴对4种紫萁属植物光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2020,31(3):769-777.
- [19] Yuan X K, Yang Z Q, Li Y X, et al. Effects of different levels of water stress on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of greenhouse tomato[J]. Photosynthetica, 2016, 54(1):28-39.
- [20] 江泽慧.世界竹藤[M].北京:中国林业出版社,2008.
- [21] 高平珍,陈双林,郭子武,等.毛竹林下苦参和决明幼苗生长和生物量分配的立竹密度效应[J].生态学杂志,2018,37(3):861-868.
- [22] Long S P, Drake B G. Photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation and rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations[A]. In: Baker N R, Thomas Heds, Crop Photosynthesis: Spatial and Temporal Determinant[C]. New York: Elsevier Science Publishers BV, 1992:63-103.
- [23] 于金平,俞珊,梁有旺,等.NaCl胁迫对美国白蜡幼苗部分生理指标的影响[J].植物资源与环境学报,2014,23(1):110-112.
- [24] Roloff I, Scherm H. Photosynthesis of blueberry leaves as affected by sephora leaf spot and abiotic leaf damage[J]. Plant Disease, 2004, 88(4):397-401.
- [25] 高鹏,南志标,段廷玉,等.斑枯病对罗布麻光合生理特征的影响及严重程度分级[J].植物保护学报,2015,42(4):531-537.
- [26] 郎校安,杨蕾蕾,崔铁成,等.红花深山含笑光合速率日变化及其与环境因子的关系[J].西南林业大学学报,2017,37(4):22-27.
- [27] Liao K L, Jones R D, McCarter P, et al. A shadow detector for photosynthesis efficiency[J]. Journal of Theoretical Biology, 2017, 414:231-244.
- [28] 许大全,陈根云.植物光合作用中的捕光调节[J].植物生理学报,2016,(11):1649-1662.
- [29] Li Y P, Zhang Y B, Zhang X L, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on photosynthesis and leaf traits of an understory dwarf bamboo in subalpine forest zone, China[J]. Physiologia Plantarum, 2013, 148(2):261-272.
- [30] He S Y, Yang X E, He Z L, et al. Morphological and physiological responses of plants to cadmium toxicity: A review[J]. Pedosphere, 2017, 27(3):421-438.
- [31] Alam M M, Tanaka T, Nakamura H, et al. Overexpression of a rice heme activator protein gene(OsHAP2E)confers resistance to pathogens, salinity and drought, and increases photosynthesis and tiller number[J]. Plant Biotechnology Journal, 2015, 13(1):85-96.
- [32] Cheplick G P. A modular approach to biomass allocation in an invasive annual(*Microstegium vimineum*, Poaceae)[J]. American Journal of Botany, 2006, 93:539-545.
- [33] 侯磊,张硕新,陈云明,等.林分密度对人工油松林下植物的影响[J].西北林学院学报,2013,28(3):46-52.



# Influence of Sooty Blotch on Photosynthetic and Eco-physiological Characteristics of *Phyllostachys nigra* var. *henonis*

LIU Wei-yi<sup>1</sup>, HUI Chao-mao<sup>1</sup>, LIU Guang-lu<sup>2</sup>, LIU Guo-wu<sup>3</sup>, LUO Xuan-hang<sup>3</sup>, LIU Yong-jiao<sup>3</sup>

(1. Engineering Research Center of Sympodial Bamboo, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China; 3. 222 Forest Farm of Dongchuan District, Kunming, Kunming 654106, Yunnan, China)

**Abstract:** [Objective] To investigate the effect of sooty blotch on growth of *Phyllostachys nigra* var. *henonis*, and provide a reference for scientific cultivation and management of this bamboo. [Method] Healthy and infected bamboo were selected as the experimental material. Li-6400 portable photosynthesis was used to measure the photosynthetic characteristics of *Ph. nigra* var. *henonis*, and physiological characteristics, components and biomass were measured in laboratory. Finally, the effects of sooty blotch were evaluated from the viewpoint of physiological metabolism. [Result] (1) The results showed that the sooty blotch could affect the photosynthesis of *Ph. nigra* var. *henonis* significantly, it can reduce the photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration, but increase the intercellular CO<sub>2</sub> concentration and chlorophyll content. The light intensity was the main factor affecting the photosynthetic rate of healthy bamboo, while intercellular CO<sub>2</sub> concentration and the atmosphere CO<sub>2</sub> concentration were the main factor affecting the photosynthetic rate of infected bamboo. (2) Once the bamboo was infected with sooty blotch, its soluble protein ( SP ) content decreased, while the superoxide dismutase (SOD) and malondialdehyde (MDA) increased. Therefore, the speed of leaf degeneration accelerated, the function of transforming light into chemical energy decreased. (3) The standing culms index of normal bamboo were larger than those of infected bamboo. Except the difference of ground diameter and height under branches, the DBH, height of whole plant and thick wall rate were significantly different ( $P < 0.05$ ), and the biomass of normal bamboo was significantly larger than that of infected bamboo. [Conclusion] Sooty blotch affects the photosynthetic characteristics of *Ph. nigra* var. *henonis*, reduces its photosynthesis, changes the physiological indexes of leaves, and accelerates the decline of leaves, thus affecting the index and biomass of *Ph. nigra* var. *henonis*, and reduces its productivity. The infected bamboo will be affected not only on appearance, but also the whole bamboo forests. Chemical control is necessary to control over the spread of sooty blotch. The bamboo forests should be pruned to control the appropriate density, and to ensure the ventilation and light transmission, decrease the occurrence of disease.

**Keywords:** sooty blotch; *Phyllostachys nigra* var. *henonis*; photosynthetic; physiological indicators; biomass

(责任编辑: 崔 贝)